



Université du Québec  
à Rimouski

**FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX ET SOCIAUX  
INFLUENÇANT LA GESTION DES RÉSERVES  
ÉNERGÉTIQUES CHEZ LE PLECTROPHANE DES NEIGES  
(PLECTROPHENAX NIVALIS) EN HIVER**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© MARIE-PIER LAPLANTE

Février 2018



**Composition du jury:**

**Dominique Berteaux, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

**François Vézina, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Oliver Love, codirecteur de recherche, University of Windsor**

**Robert Montgomerie, examinateur externe, Queen's University**

Dépôt initial le 21 novembre 2017

Dépôt final le 7 février 2018





UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.



À maman. À papa.



## REMERCIEMENTS

C'est maintenant le moment d'écrire merci à toutes les extraordinaires personnes que j'ai eu la chance de côtoyer durant ces trois dernières années. Tout d'abord, merci à toi François pour ton encadrement absolument exceptionnel. Merci pour ton écoute attentive, ton ouverture et ta disponibilité. Merci pour tes encouragements sincères et tes conseils lors des périodes un peu plus creuses. J'étais toujours de bonne humeur en sortant de ton bureau. Merci aussi de m'avoir laissé beaucoup de liberté dans le développement du projet, de m'avoir toujours encouragé à explorer mes intérêts en recherche et d'avoir supporté sans hésiter mes projets de fou au Svalbard et au Chili. Merci aussi pour ton enthousiasme inégalé, pour ta passion, ton humour et pour m'avoir rappelé de nombreuses fois à quel point c'était *tellement trop malade cool* les petites découvertes que je faisais. Honnêtement, je ne vois pas comment j'aurais pu trouver un meilleur superviseur pour me guider dans mon projet. Merci aussi à mon co-superviseur, Oliver. Merci Oli à toi aussi de t'être autant enthousiasmé de mes toutes modestes réalisations en m'écrivant à maintes reprises que c'était *just SO absolutely VERY amazing!* On se sent un peu seul par moment dans cette grande aventure d'initiation à la recherche scientifique... Ces remarques permettent de continuer à croire en ce qu'on fait et à alimenter notre désir de vouloir pousser encore plus loin. Merci aussi Oli de m'avoir accordé ta confiance pour les projets du CSBN et Motus en parallèle de la maîtrise, à travers desquels j'ai aussi beaucoup appris. François et toi avez des manières de penser différentes en science, et en ce sens, j'ai trouvé cette co-supervision très formatrice.

Merci à mes collègues de laboratoire pour leur support, particulièrement à Audrey et à Lyette. Audrey, je me souviendrai toujours de notre aventure Windsor-Rimouski avec le winnibago de 15 pieds à travers le rush hour du GTA quand on s'est rencontré! Ton positivisme et ta joie de vivre sont hors du commun et j'ai vraiment apprécié te côtoyer.

Lyette, merci pour ton incroyable générosité et pour ton instinct maternel très développé (bin tsé tu m'as quand même déjà offert de faire réparer le zip de mon sac d'école chez la couturière parce que t'avais peur que je perdes mes crayons...).

Merci à toi Alain Caron pour ta porte toujours grande ouverte, ton extraordinaire sens de la pédagogie et ta passion pour l'enseignement. Merci bien sûr pour tes innombrables conseils en statistiques, particulièrement celui-ci qui m'a toujours fait bien rire et dont j'ai compris le sens que plus tard dans mon parcours: "tout cela dépend de ta personnalité statistique, Marie-Pier." Tu es vraiment une précieuse ressource dans le département de biologie, Alain. Merci aussi au maudit fou de Pierre Legagneux. Merci pour ton sens de la poésie scientifique, tes projets grandioses qui inspirent, tes envolées lyriques, ta passion pour le petit prince et aussi, ta très grande sensibilité. Pierrot, je te le dis avec tout mon coeur, j'espère sincèrement un jour pouvoir collaborer avec toi. Thanks also to Emily McKinnon : it was such a pleasure to collaborate with you on all this bunting work! Thanks for your passion, enthusiasm and for all the great scientific discussions during my stay in Winnipeg. During this week in our beautiful Canadian prairies, I was so scientifically stimulated that I could have started a PhD the following morning!

Merci de tout mon coeur à mes amis les maîtriseux: Vincent, Marie-Audrey, Jo et Camille. Ça se peut juste même pas de rencontrer autant de si magnifiques personnes dans un même lieu, une même période. Un merci à part pour toi Flo. Merci d'avoir dit oui quand je t'ai demandé si tu voulais être mon amie dans notre premier cours de stats, parce que je trouvais que t'avais l'air blood en maudit comme fille. Merci d'être aussi immature que moi et pour notre communication quasi-journalière en anglais : don't ever let go of that freakin' potatoe, negga'. Merci au plus beau des geeks de l'UQAR, Nico! Ça été tellement un bonheur de travailler avec toi. Je suis heureuse d'avoir eu besoin de ton expe-R-tise pour mon projet et que ça ait mené à la rencontre de nos coeurs. Tu fais les plus belles cartes et les plus beaux graphiques au monde et je me sens tellement chanceuse d'avoir pu profiter de ton inspiration et de ton aide pour développer mes aptitudes. Merci aussi pour la révision du texte en français du mémoire et pour les ajouts du genre : " Dans une étude de 1993,"

(...), qui me donne l'impression que Jean-Claude Ameisen est entrain de lire mon mémoire. Merci pour ton support émotionnel pendant les hauts et les bas de cette grande aventure, de m'avoir écouté et d'avoir souvent séché mes larmes de grosse pleureuse.

Toute émotive, je termine cette liste en remerciant mon frère Ugo, maman et papa. À toi Ugo pour avoir toujours été tellement fier de moi quoique je fasse depuis qu'on est petits-culs et pour me texter des citations de Ti-Boum Desjardins pour me faire rire quand ça va pas ("Après la pluie l'beau temps..."). Merci pour ton support pendant la pluie et le beau temps justement; cet amour fraternel sans condition qui nous unit est une des choses que j'ai de plus précieux au monde. À vous papa et maman, qui depuis que je suis toute petite, m'avez toujours fait croire que je pouvais réussir n'importe quoi dans la vie (ok y'a juste le hockey qui a moins bien marché). Vous m'avez toujours poussé à réaliser mes rêves les plus fous, à foncer sans avoir peur. Merci d'avoir fait totalement confiance en mon instinct et en mon jugement quand j'ai lâché le cégep après une session pour aller me trouver en voyage; merci de ne m'avoir jamais mis de pression pour aller aux études là, maintenant. Merci pour votre ouverture d'esprit et de m'avoir toujours laissé libre de mes décisions, sans jugement. Si j'ai abouti à faire des études graduées dans un domaine qui me passionne vraiment, c'est en grosse partie grâce à vous. Je vous en serai donc toujours reconnaissante. Je sais que vous lirez mon travail avec beaucoup d'intérêt et de fierté. Pour toutes ces raisons, et aussi parce que vous êtes autant des maudits fans finis de plectrophanes que moi... Je vous dédicace ce mémoire de maîtrise!





## RESUME

Une des stratégies d'acclimatation hivernale adoptée par plusieurs passereaux résidents des régions nordiques est l'augmentation journalière et saisonnière des réserves lipidiques. En puisant dans les réserves accumulées pendant la journée, les oiseaux obtiennent l'énergie nécessaire pour survivre les nuits longues et froides et peuvent aussi subsister quand des tempêtes imprévisibles restreignent l'accès à la nourriture. La taille des réserves accumulées en hiver peut varier au sein d'une même espèce en fonction de plusieurs facteurs, principalement 1) les conditions météorologiques (court-terme), 2) les conditions climatiques (long-terme) et 3) le rang social des individus. Cependant, les connaissances sur comment ces trois facteurs peuvent interagir pour influencer la gestion des réserves énergétiques restent limitées. Nous avons utilisé un jeu de données à long-terme récoltées dans plusieurs sites d'hivernage de l'est du Canada afin d'examiner la gestion des réserves énergétiques en fonction de l'interaction potentielle de facteurs environnementaux et sociaux chez le plectrophane des neiges. Nos résultats ont montré que les oiseaux font des ajustements précis de leurs réserves en fonction des conditions locales à court-terme, en s'engraissant d'avantage les journées où la météo est plus sévère. De plus, nos résultats montrent que les individus occupant les régions de leur aire d'hivernage présentant un climat (tendances historiques) plus froid et neigeux sont plus gras que ceux hivernant dans des régions plus clémentes. Deux mécanismes, mutuellement non-exclusifs, pourraient expliquer ces observations : (1) la présence chez l'espèce de flexibilité phénotypique à court-terme dans l'ajustement des réserves ainsi que (2) la sélection naturelle ayant favorisé l'engraissement chez les populations qui font face à un climat hivernal plus exigeant sur le plan énergétique. Finalement, notre étude a aussi montré que l'environnement social semble avoir un effet régulateur sur les stratégies de gestion des réserves chez l'espèce. Pour un site donnée, les femelles (sexe subordonné) avaient plus de réserves en moyenne que les mâles (sexe dominant) relativement à leur taille structurelle. Notre étude renseigne sur les mécanismes sous-jacents à l'engraissement des passereaux et offre des pistes de réflexion quant aux stratégies d'adaptation qui pourraient permettre au plectrophane des neiges de se maintenir face aux changements climatiques annoncés.

*Mots clés:* écologie hivernale, écophysiologie des oiseaux, réserves énergétiques, acclimatation hivernale, engraissement hivernal, plectrophane des neiges



## ABSTRACT

Many small songbirds increase lipid reserves during the wintering period. These reserves are accumulated during the day, acting as the principal source of energy to survive enforced fasting through the night, while also offering a safety margin against starvation in case finding food becomes difficult during the subsequent day(s). Within species, energy reserves are prone to vary with a range of factors, mainly 1) short-term (daily) changes in weather, 2) long-term (historic) climate conditions and 3) social rank of individuals. However, little is known regarding how these factors might interact to influence energy reserve management in passerine birds. Using a long-term (7 year) winter banding dataset from 7 locations across eastern Canada, we examined the relative role of environmental and social factors in influencing winter energy reserve management in the snow bunting (*Plectrophenax nivalis*). Our results indicate that birds respond to short-term changes in weather by making fine-tuned adjustments of the size of their energy reserves, in that they accumulate more fat on days where the weather is more severe (i.e. heavy snowfall, low temperature). Furthermore, mean energy reserves also increased as long-term trends in climate harshness at a given location increased. Together these results suggest that both short-term phenotypic flexibility in the management of energy reserves as well as selection for phenotypes with differential capacities for fattening across wintering sites are two non-mutually exclusive mechanisms that enable wintering buntings to respond to variation in climatic conditions. We also found that for a given location, females (subordinate sex) consistently exhibited higher fat reserves than males (dominant sex) relative to their body size, potentially suggesting that social dominance may play an additional role in explaining variation in energy reserves in this species. Our findings are also an important first step in determining the adjustments that may allow this species to adapt to future climatic stressors, considering projected climate change in its wintering habitat. Globally, our study expands our knowledge on the winter ecology of the snow bunting and also provides information on the underlying mechanisms regulating fattening in small passerines.

*Keywords:* winter ecology, avian energetics, energy reserves, winter acclimatization, snow bunting, winter fattening



## TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS .....	ix
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT .....	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX.....	xix
LISTE DES FIGURES .....	xxi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES .....	xxiv
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 .....	13
FLEXIBILITÉ PHÉNOTYPIQUE ET AJUSTEMENTS À LONG-TERME DES RÉSERVES ÉNERGÉTIQUES EN RÉPONSE À DES CONTRAINTES ENVIRONNEMENTALES SPATIALEMENT EXPLICITES CHEZ UN PASSEREAU NICHEUR DE L'ARCTIQUE.....	13
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE .....	13
1.2 FLEXIBLE AND EVOLVED ENERGETIC RESPONSES TO SPATIALLY-EXPLICIT ENVIRONMENTAL CONSTRAINTS IN AN ARCTIC SONGBIRD .....	15
1.3 ABSTRACT.....	15
1.4 INTRODUCTION .....	16
1.5 METHODS .....	20
1.6 RESULTS .....	25
1.7 DISCUSSION .....	28

1.8	ACKNOWLEDGMENTS .....	33
1.9	REFERENCES.....	33
1.10	TABLE .....	42
1.11	FIGURES .....	43
1.12	SUPPLEMENTAL MATERIAL .....	50
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	55
	ANNEXES .....	65
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	67

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Table 1:</b> Statistics for the four retained models for analyses on daily variation of energy reserves in snow buntings Marginal $R^2$ is associated with fixed effects, while the conditional $R^2$ includes both fixed and random effects.....	42
<b>Table S-1:</b> Fixed-effect parameters included in the full model for the analyses of daily variation in winter fat reserves in snow buntings.....	50
<b>Table S-2:</b> Statistics by location for bootstrap two sample t-test for differences in a) body mass <sup>R</sup> and b) fat score <sup>R</sup> among sex classes in snow buntings .....	51
<b>Table S-3:</b> Statistics by location for bootstrap two sample t-test for differences in a) body mass <sup>R</sup> and b) fat score <sup>R</sup> among age classes in snow buntings .....	52





## LISTE DES FIGURES

<b>Figure I-1:</b> Effet de la température le jour de la capture sur l'indice visuel de gras sous-cutané chez le verdier d'Europe ( $R^2 = 0.43$ , $p < 0.001$ , $n = 676$ ) (adapté de Golawski et al. 2015).....	5
<b>Figure I-2:</b> Masse corporelle moyenne de juncos ardoisés en fonction de la latitude (adapté de Nolan et Ketterson 1983). AL: Alabama, SC: South Carolina, TN: Tennessee, IN: Indiana, MI: Michigan) .....	6
<b>Figure I-3:</b> Relation entre l'indice de gras sous-cutané et le rang social des individus chez la mésange charbonnière. Les rangs sociaux sont représentés sur l'axe des abscisses en ordre croissant de dominance (adapté de Gosler 1996). .....	8
<b>Figure I-4:</b> Aire de répartition du plectrophane des neiges en Amérique du Nord.....	10
<b>Figure 1:</b> Extent of study area with banding locations included in the analyses. Thirty year climate normals for the period 1981-2010 (mean total January and February snowfall and temperatures) at three of the locations are shown, highlighting the presence of a gradient of climate harshness across locations of the study area. ....	43
<b>Figure 2:</b> Relationship between snow bunting fat score and residual mass. Midline in the boxes show median value of each group, with the upper and lower limits of the boxes being the third and first quartile (75th and 25th percentile) respectively. Dashed arrows extending out of the boxes represent the minimum and maximum values that do not exceed 1.5 times the interquartile range from the middle 50% of the data. Numbers on top of boxes represent sample size for each group. ....	44
<b>Figure 3:</b> Standardized regression coefficients of parameters retained in the selected models for the analyses of daily variation in winter energy reserves in snow buntings. Upper panels show results for the best models (models with lowest AIC among models falling within $\Delta AIC < 2$ ) of residual mass as a function of variables on the day of capture (A) and as a function of mean average of variables on the 3 days preceding capture (B). Bottom panels show results for the best models (models with lowest AIC among models falling within $\Delta AIC < 2$ ) examining residual fat score as a	

function of variables on the day of capture (C) and as a function of mean average of variables on the 3 days preceding capture (D). Bars represent the 95 % confidence interval of the coefficients. Variables whose error bars include 0 are considered not significant.....45

**Figure 4:** Mean body mass<sup>R</sup> of snow buntings per location as a function of historical mean total January and February snowfall (30 year monthly climate normals for the period 1981-2010). Bars represent the 97.5 confidence interval. ....46

**Figure 5:** Mean fat score<sup>R</sup> of snow buntings per location as a function of historical mean total January and February snowfall (30 year monthly climate normals for the period 1981-2010). Bars represent the 97.5 confidence interval. ....47

**Figure 6:** Differences in A) mean body mass<sup>R</sup> and B) mean fat score<sup>R</sup> of snow buntings between sex classes and within banding locations. Test results compare differences between sexes within locations and do not compare sites. Black lines in the boxes show the median value of each group, with the upper and lower limits of the boxes being the third and first quartile (75th and 25th percentile) respectively. Dashed arrows extending out of the boxes represent the minimum and maximum values that do not exceed 1.5 times the interquartile range from the middle 50% of the data. Black dots within boxplots show the mean values for each sex class and \* on top represent level of significance of t-test results. ( $p < 0.05 = *$ ,  $p < 0.01 = **$ ,  $p < 0.001 = ***$ ). ....48

**Figure 7:** Differences in A) mean body mass<sup>R</sup> and B) mean fat score<sup>R</sup> of snow buntings between age classes and within banding locations. Test results compare differences between sexes within locations and do not compare sites. Black lines in the boxes show the median value of each group, with the upper and lower limits of the boxes being the third and first quartile (75th and 25th percentile) respectively. Dashed arrows extending out of the boxes represent the minimum and maximum values that do not exceed 1.5 times the interquartile range from the middle 50% of the data. Black dots within boxplots show the mean values for each sex class and \* on top represent level of significance of t-test results ( $p < 0.05 = *$ ,  $p < 0.01 = **$ ,  $p < 0.001 = ***$ ) .....49

**Figure S-1:** Snow bunting body mass increases with wing length (A) and time of capture (C), and decreases with day length (B). Data plotted are from one banding location only to simplify visualisation. ....53

**Figure S-2:** Snow bunting fat score increases with wing length (A) and time of capture (C), and decreases with day length (B). Data plotted are from one banding location only to simplify visualisation. .... 54

**Figure C-1:** Nuage de mots illustrant les grandes thématiques de recherche réalisées sur le plectrophane des neiges. Une recherche a d'abord été effectuée dans le titre, le résumé et les mots-clés de tous les articles répertoriés dans *Web of Science* jusqu'à 2016 avec les mots-clés suivants: snow bunting et *Plectrophenax nivalis*. La taille des mots est proportionnelle à leur fréquence d'apparition dans le titre des articles issus de cette requête, témoignant ainsi de la faible couverture de l'écologie hivernale de l'espèce comparé à d'autres thématiques comme la reproduction ou la réponse au stress (voir la taille du mot "winter" à droite sous le mot "breeding". Le nettoyage des mots et des références bibliographiques a ensuite été effectué avec le package rscimap ([github.com/ahasverus/rscimap](https://github.com/ahasverus/rscimap)) et le nuage de mots a été généré sur le site web wordle2 ([wordle.net](https://wordle.net)). Les mots *snow bunting* et *Plectrophenax nivalis* ont été enlevés du nuage de mots. .... 62

**Figure A-1:** Figure illustrant l'analyse de la variation quotidienne de la proportion de mâles plectrophanes des neiges bagués en fonction de conditions météo à Fergus, Ontario. La figure représente les coefficients de régression standardisés pour les paramètres du modèle mixte retenu suite à une sélection de modèles (proportion de mâles ~ variables météo | année). Les mâles sont associés aux journées froides (tmax : température maximale), neigeuses, (snow depth, snowfall) et humides (humidity). Les barres représentent l'intervalle de confiance à 95% des coefficients ..... 65

## **LISTE DES ABREVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES**

<b>AHY</b>	After Hatching Year
<b>ASY</b>	After Second Year
<b>BBO</b>	Bird Banding Office
<b>CSBN</b>	Canadian Snow Bunting Network
<b>c.-à-d.</b>	c'est-à-dire
<b>ECCC</b>	Environment and Climate Change Canada
<b>HY</b>	Hatching year
<b>MDDELCC</b>	Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements Climatiques
<b>NSIDC</b>	National Snow and Ice Data Center
<b>p. ex.</b>	par exemple
<b>SY</b>	Second Year





## INTRODUCTION GENERALE

Tout au long de leur histoire de vie, les organismes vivants sont soumis aux contraintes imposées par les conditions environnementales changeantes de leur milieu (Ricklefs 1991). Deux mécanismes principaux permettent aux animaux de s'ajuster aux variations environnementales afin d'assurer le maintien des populations dans leur aire de distribution (Porlier 2013). D'une part, à l'échelle évolutive, la sélection va favoriser les traits qui permettent d'augmenter la valeur sélective de l'espèce dans un environnement donné (Gienapp et al. 2008). Et d'autre part, à l'échelle de la vie des organismes, la flexibilité phénotypique permet aux individus de modifier rapidement leur phénotype en fonction des variations à court-terme de leur environnement (Piersma et Drent 2003).

### **L'hiver en milieu nordique, un défi énergétique pour les petits passereaux hivernants**

Dans les régions arctiques et tempérées, les homéothermes qui restent actifs pendant l'hiver font face à des contraintes énergétiques importantes (Cooper 2000). Chez les passereaux qui hivernent sous les hautes latitudes, les températures froides forcent ces oiseaux à augmenter la part de leur budget énergétique allouée à la thermorégulation (Broggi 2006). En effet, étant donnée la petite taille de la plupart des passereaux, ceux-ci perdent une quantité de chaleur importante en raison du rapport élevé entre leur surface et leur volume (Swanson 2010, Davenport 2012, Petit et al. 2013). Par exemple, la mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*) doit maintenir une température corporelle d'environ 40°C et ce malgré des températures extérieures pouvant descendre jusqu'à -50°C dans certaines régions de son aire d'hivernage (Chappell 1980, Sharbaugh 2001). Il est donc particulièrement exigeant pour un passereau d'à peine une dizaine de grammes comme la mésange de produire assez de chaleur pour compenser un gradient thermique de 90°C entre

sa température corporelle interne et les températures extérieures. Aussi, puisque les passereaux se nourrissent strictement pendant la journée, la diminution de la durée du jour en hiver réduit la fenêtre de temps dédiée à la quête alimentaire, augmentant ainsi la période de jeûne nocturne (Karpouzos et al. 2005). Enfin, la disponibilité des ressources alimentaires en hiver est restreinte et irrégulière du fait des conditions météorologiques souvent difficiles (tempêtes de neige, apparition de glace, etc.). Ceci force donc les oiseaux à augmenter leurs dépenses d'énergie pour rechercher de la nourriture ou le cas échéant, à jeûner s'ils n'ont pas accès à la nourriture (Siriwardena et al. 2008, Turcotte et Desrochers 2008).

### **Stratégies d'acclimatation hivernale chez les passereaux nordiques hivernants**

Afin d'éviter de faire face à une crise énergétique hivernale, plusieurs espèces de passereaux migrent vers des régions plus clémentes durant la saison froide. Cependant, d'autres espèces affrontent l'hiver nordique et celles-ci ont évolué en développant un grand nombre d'adaptations comportementales, anatomiques et physiologiques pour augmenter leur probabilité de survie hivernale (Heinrich 2003). Par exemple, plusieurs espèces de petits corvidés ajustent leur comportement en dissimulant à l'automne de la nourriture dans des caches en prévision d'une utilisation hivernale ultérieure (Smith et Reichman 1984; Wall et Balda 1981). Non seulement les espèces aviaires peuvent adapter leur comportement, mais elles peuvent aussi modifier leur physiologie en augmentant par exemple leur capacité maximale de production de chaleur par frissonnement (indicatrice de l'endurance au froid; Swanson 2001, Petit et al. 2013) ou encore, en déclenchant une hypothermie contrôlée pour économiser de l'énergie pendant la nuit (Reinertsen 1983).



### **Une stratégie répandue: l'augmentation des réserves énergétiques**

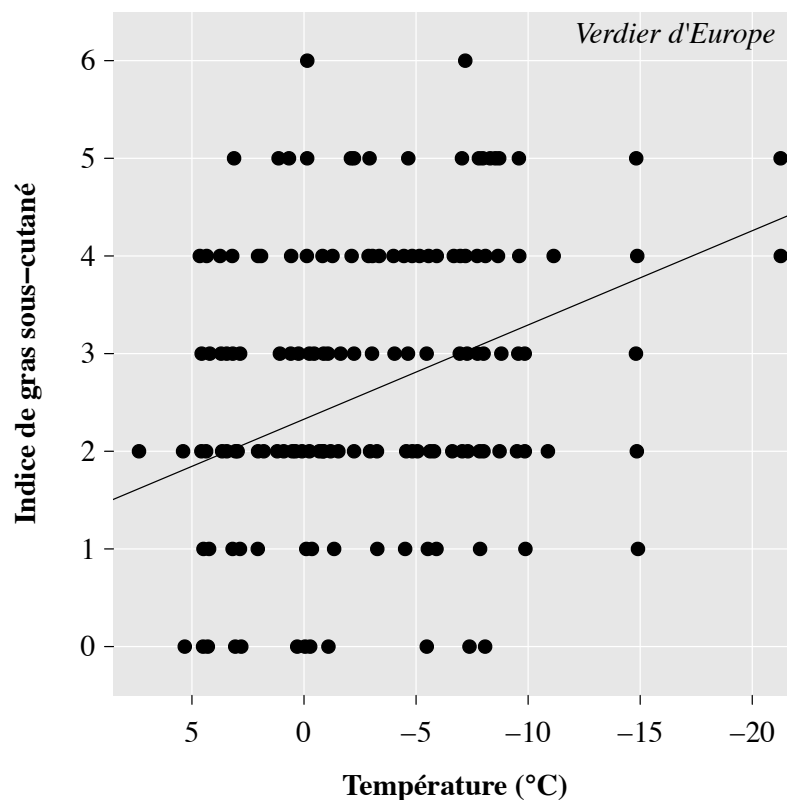
Une des stratégies physiologiques d'acclimatation hivernale bien documentée et adoptée par un grand nombre d'espèces de passereaux résidents des régions nordiques est l'augmentation journalière et saisonnière des réserves énergétiques sous forme lipidique (Haftorn 1989, Voir Blem 1990 pour une synthèse). Cette stratégie assure aux oiseaux une certaine marge de sécurité en leur permettant de puiser dans leurs réserves l'énergie nécessaire pour survivre aux nuits froides de l'hiver (Lehikoinen 1987). Ces réserves permettent aussi aux oiseaux d'affronter les fluctuations environnementales imprévisibles, comme par exemple les tempêtes de neige, qui peuvent restreindre l'accès aux ressources alimentaires sur des périodes prolongées (Carey 2012). Selon la température ambiante, cette stratégie d'ajustement physiologique peut permettre aux oiseaux de survivre plusieurs jours sans se nourrir (Ketterson et Nolan 1978, Stuebe et Ketterson 1982).

Bien que les avantages soient évidents, le gain de masse attribuable à l'accumulation de réserves comporte aussi des risques (Bednekoff et al. 1994; Houston et al. 1993; Witter et al. 1994). Ainsi, une augmentation de la durée des périodes de quête alimentaire et une perte d'agilité en vol due à une masse élevée peuvent augmenter le risque de prédation (Brodin 2007; Hedenström 1992; Lilliendahl 1997). En ce sens, selon la théorie de la masse optimale initialement exposée par Lima (Lima 1986), la masse optimale d'un oiseau est définie par un compromis limitant la mortalité entre les risques de prédation et les risques de famine (Macleod et al. 2005, Krams et al. 2010, Bonter et al. 2013). Ainsi, même si les ressources sont abondantes, les oiseaux cessent d'accumuler des réserves quand la masse cible nécessaire à la survie pour une journée donnée a été atteinte (McNamara et Houston 1990, Witter et Cuthill 1993). Pour atteindre cette masse optimale, les oiseaux doivent donc évaluer les gains et les risques de l'engraissement et ainsi ajuster leurs réserves énergétiques en fonction des conditions de leur environnement.

## **Influence de la météo et du climat sur la variation des réserves énergétiques en hiver**

Tout au long de l'hiver, les oiseaux ajustent donc leurs réserves énergétiques en fonction des conditions environnementales et des risques rencontrées à un site donné. Deux stratégies principales, mutuellement non exclusives, permettent aux oiseaux d'ajuster leur niveau de réserves au cours de l'hiver (Blem 1990). Certaines espèces, comme le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) ou le chardonneret jaune (*Spinus tristis*) semblent ajuster leurs réserves en fonction des conditions hivernales moyennes qui sont attendues à un site pour une journée donnée (King et Mewaldt 1981; Dawson et Marsh 1986). Cette stratégie est considérée comme une réponse évolutive à des conditions hivernales intrasaisonnières qui sont répétables à long-terme. En contre-partie, des espèces comme le bruant à gorge blanche (*Zonotrichia albicollis*), le junco ardoisé (*Junco hyemalis*) et la mésange charbonnière (*Parus major*) semblent avoir la capacité de répondre de manière directe aux variations quotidiennes des conditions météorologiques locales en faisant des ajustements précis de la taille de leurs réserves (Pravosudov et Grubb 1997).

Généralement, les espèces d'oiseaux qui répondent aux variations météorologiques à court-terme accumulent plus de réserves les journées durant lesquelles le risque de famine est plus grand (p. ex. températures froides, couverture neigeuse restreignant l'accès aux ressources) (Ekman et Hake 1990, Bednekoff et Krebs 1995, Gosler 2002). La température ambiante (Waite 1992) et, dans une moindre mesure, la vitesse du vent (Kelly et al. 2002), l'humidité (Blem et Shelor 1986) et les précipitations de neige (Broggi et al. 2003) sont des facteurs météorologiques qui semblent influencer la variation quotidienne des niveaux de réserves énergétiques chez les petits passereaux hivernants. Par exemple, une étude polonaise a démontré que chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), la mésange charbonnière et le verdier d'Europe (*Chloris chloris*), les oiseaux avaient un indice visuel de gras sous-cutané plus élevé les journées les plus froides (Goławski et al. 2015).

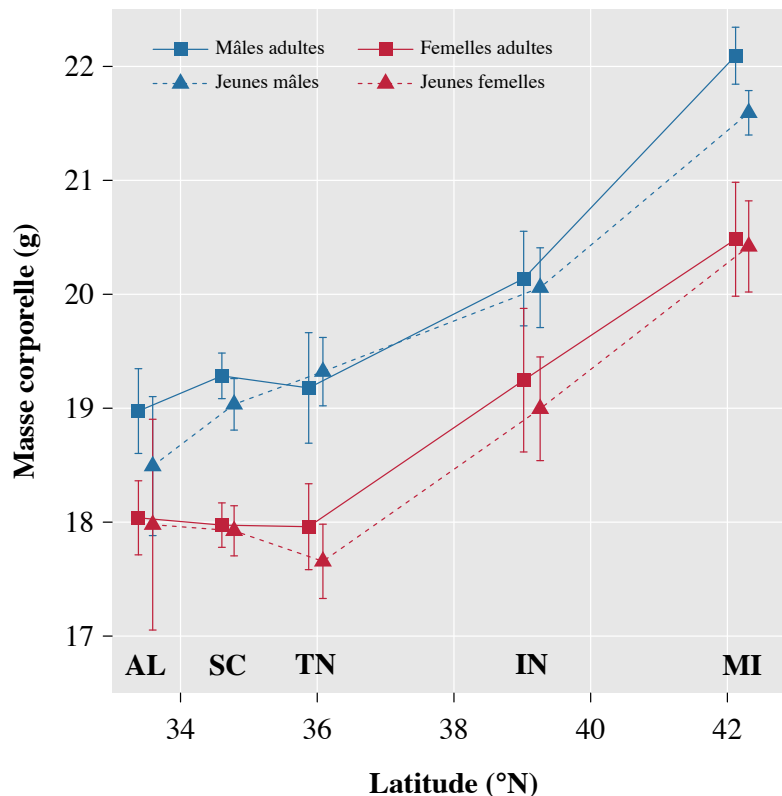


**Figure I-1:** Effet de la température le jour de la capture sur l'indice visuel de gras sous-cutané chez le verdier d'Europe (*Chloris chloris*) ( $R^2 = 0.43$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 676$ ) (adapté de Golawski et al. 2015)

### Variations géographiques des réserves énergétiques en hiver

En plus de varier en fonction de l'environnement local, les réserves énergétiques peuvent aussi varier spatialement. En effet, plusieurs espèces de petite taille démontrent une variation géographique marquée de la masse et des réserves d'énergie en hiver (Blem 1975, Dawson et Marsh 1986, Castro et al. 1992). Les oiseaux hivernants dans les parties plus nordiques (ou les plus élevées en altitude) de leur aire d'hivernage ont généralement une masse supérieure à leurs congénères du sud puisque davantage de réserves sont nécessaires dans les sites où les conditions climatiques ont tendances à être plus sévères (Knowles

1972, Smith et Metcalfe 1997a), bien qu'il y ait des exceptions (Carey et al. 1978, King et Mewaldt 1981). Par exemple, une étude de Ketterson et Nolan (1983) a démontré que chez le junco ardoisé, les individus du Nord de l'aire de l'hivernage (Michigan) avaient un indice visuel de gras sous-cutané plus élevé et pesaient en moyenne 2,7 g (12 % de plus) de plus que les individus du Sud (Tennessee; Fig. I-2).



**Figure I-2:** Masse corporelle moyenne de juncos ardoisés (*Junco hyemalis*)  $\pm$  2 écarts-type en fonction de la latitude (adapté de Nolan et Ketterson 1983). AL: Alabama, SC: South Carolina, TN: Tennessee, IN: Indiana, MI: Michigan)

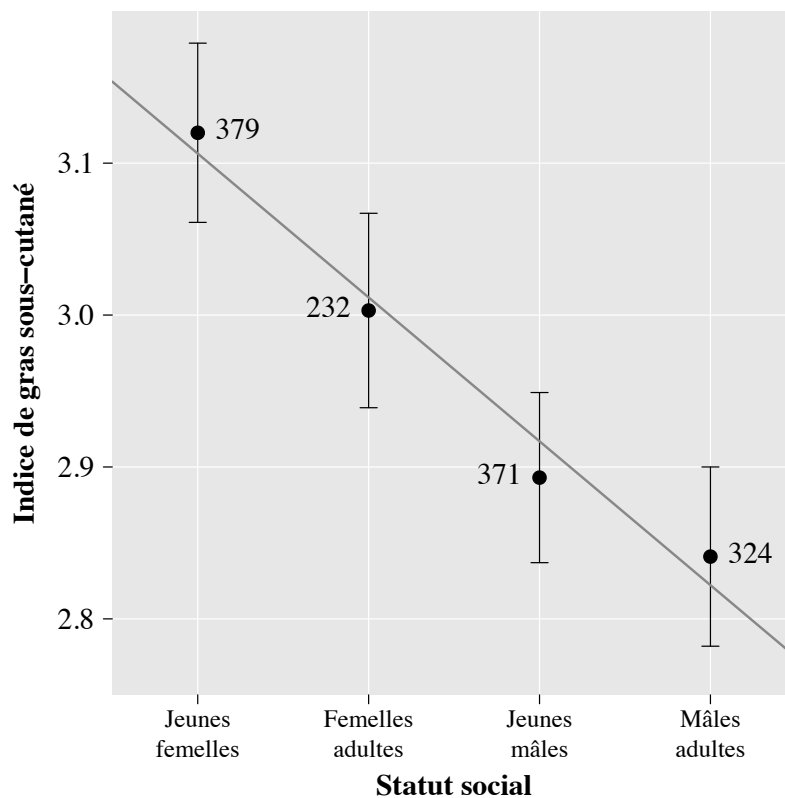
Les mécanismes par lesquels cette variation géographique s'explique semblent cependant différer entre les espèces. Par exemple, Dawson et Marsh (1986) ont démontré que le chardonneret jaune semble insensible aux changements de température à court-terme

et que la variation quotidienne des réserves énergétiques est mieux corrélée avec la moyenne historique de la température attendue pour un jour donné qu'avec les températures courantes au moment de la capture. Cette observation soutient l'hypothèse selon laquelle la variation latitudinale des réserves énergétiques est potentiellement causée par des facteurs évolutifs chez cette espèce (Dawson et Marsh 1986). En d'autres termes, la sélection naturelle aurait favorisé l'engraissement chez les populations qui font face à un climat hivernal plus exigeant sur le plan énergétique (c.-à-d. les individus du Nord de l'aire d'hivernage). En contre partie, pour le junco ardoisé, il semblerait que la variation géographique des réserves énergétiques soit attribuée à sa capacité à faire des ajustements précis et réversibles de la taille des réserves en fonction des conditions locales à court-terme (flexibilité phénotypique). En effet, dans une étude de 1993, Rogers et al. ont relocalisé dans un même site trois groupes de juncos ardoisés hivernant originalement à des latitudes différentes et différant dans leur niveau de réserves énergétiques. Tous les individus ont ajusté la taille de leurs réserves au niveau imposé par les conditions du site de relocalisation, témoignant ainsi de la flexibilité phénotypique de l'espèce en réponse aux conditions locales à court-terme.

### **Influence du rang social d'un individu sur la variation des réserves énergétiques**

Tous les individus d'une même population ne montrent pas les mêmes stratégies d'ajustement de leurs réserves énergétiques. Il est commun chez les passereaux hivernants de former des volées d'alimentation dans lesquelles une dominance hiérarchique apparaît (Dixon 1965, Hartzler 1970, Hogstad 1987). De ce fait, les facteurs sociaux peuvent également avoir un effet régulateur sur les niveaux de réserves énergétiques chez les oiseaux en hiver. De manière générale, les individus dominants (souvent les mâles et les oiseaux plus âgés) ont moins de réserves que les individus subordonnés (souvent les femelles et les oiseaux plus jeunes; (Pravosudov et al. 1999, Gentle et Gosler 2001, Krams et al. 2010, Hogstad et Overskaug 2013) bien qu'il y aient des exceptions (Koivula et al. 1995, Lewden et al. 2011). La théorie de la masse optimale, décrite précédemment,

explique ces patrons de différences entre les classes sociales par le fait que les individus dominants peuvent se permettre d'être moins gras et réduire par conséquent les risques associés à une masse plus élevée, puisque qu'ils ont un accès prioritaire aux ressources (Ekman et Lilliendahl 1993, Clark et Ekman 1995). Par exemple, Gosler (1996) a montré que chez la mésange charbonnière, l'indice visuel de gras sous-cutané moyen au sein des quatre rangs sociaux présents chez l'espèce était directement proportionnel au niveau de dominance des individus selon le patron attendu (Fig. I-3). Ainsi, les individus les moins dominants (jeunes femelles) ont plus de réserves lipidiques que les oiseaux les plus dominants (mâles adultes).



**Figure I-3:** Relation entre l'indice de gras sous-cutané moyen ( $\pm 1$  écart-type) et le rang social des individus chez la mésange charbonnière (*Parus major*). Les rangs sociaux sont représentés sur l'axe des abscisses en ordre croissant de dominance. (adapté de Gosler 1996).

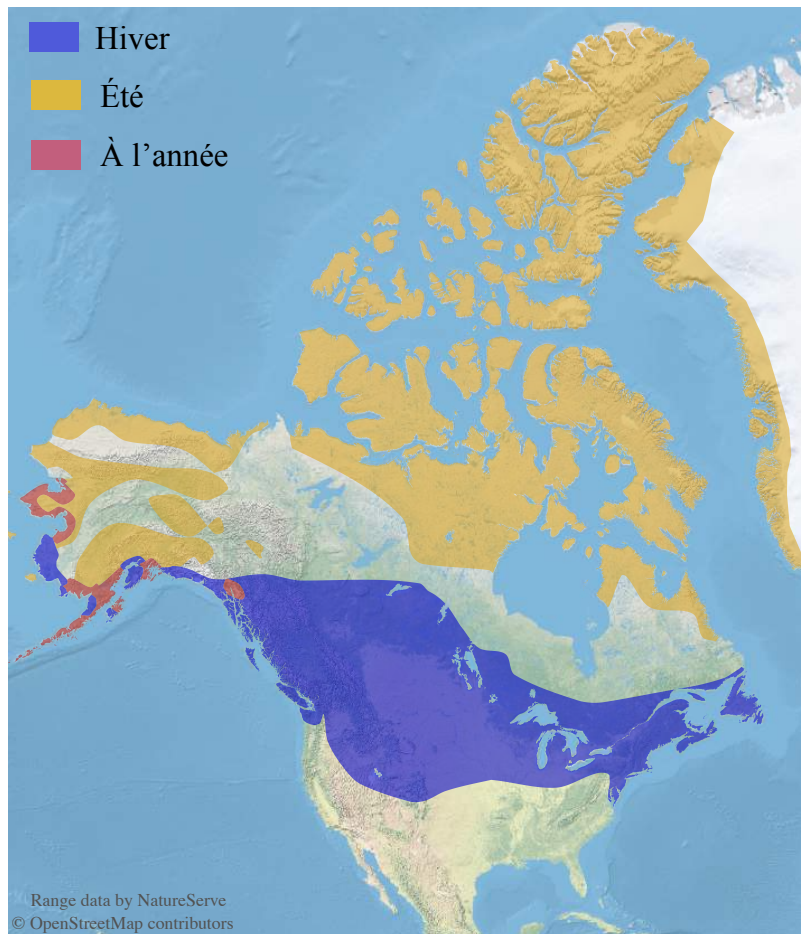
## Identification des lacunes dans les connaissances

Les niveaux de réserves accumulées en hiver peuvent donc varier au sein d'une même espèce en fonction de plusieurs facteurs, principalement 1) les conditions météorologiques (court-terme), 2) les conditions climatiques (long-terme) et 3) le rang social des individus. Cependant, les connaissances sur comment ces trois facteurs peuvent interagir pour influencer la gestion des réserves énergétiques restent limitées. Dans le contexte actuel où les espèces animales font face à des changements météorologiques et climatiques importants, il est particulièrement important d'approfondir nos connaissances sur l'influence synergique des facteurs environnementaux et sociaux sur la réponse physiologique des oiseaux. En effet, la plupart des études qui se sont penchées sur la gestion hivernale des réserves lipidiques chez les oiseaux ont examiné l'influence individuelle des conditions météorologiques, climatiques et du rang social sans parvenir à dresser un portrait global prenant en compte la contribution relative de chacun de ces facteurs sur l'engraissement. De plus, la plupart des études portant sur l'engraissement hivernal des petits passereaux ont utilisé comme modèle des espèces qui hivernent dans des régions où le climat est relativement clément avec peu d'accumulation de neige et/ou la présence de courants marins modèrent les températures malgré une latitude élevée (Evans 1969, Newton 1969, Blem et Shelor 1986, Lehikoinen 1987, Haftorn 1989, Pilastro et al. 1995, Gosler 1996). Il est important d'étudier le phénomène dans des environnements où le climat peut être variable et plus extrême puisque les pressions de sélection sur les traits biologiques pourraient différer selon les conditions climatiques du site d'hivernage.

## Le plectrophane des neiges comme modèle d'étude

Le plectrophane des neiges (*Plectrophenax nivalis*) est un passereau migrateur qui niche dans les régions arctiques du monde. Bien qu'abondante à l'échelle mondiale avec plus de 40 million d'individus estimés (Rich et al. 2004), les populations montrent une tendance à la baisse à l'échelle globale (BirdLife International 2017). À l'échelle de l'Amérique du Nord, les analyses des données du Recensement des Oiseaux de Noël indiquent que l'espèce aurait subi un déclin d'environ 64% sur 40 ans (Butcher et Niven

2007). Dans l'Est du continent nord-américain, le plectrophane des neiges fréquente en hiver les milieux ouverts enneigés entre les 40<sup>ème</sup> et 50<sup>ème</sup> parallèles de latitude Nord (Fig. I-4).



**Figure I-4:** Aire de répartition du plectrophane des neiges en Amérique du Nord

Le plectrophane des neiges est un modèle idéal pour étudier l'influence synergique des facteurs météorologiques, climatiques et sociaux sur la gestion hivernale des réserves lipidiques chez les oiseaux. En effet, cette espèce hiverne dans des régions où de basses températures, un couvert neigeux (limitant l'accès aux ressources) et des conditions météorologiques très variables pourraient agir comme des pressions de sélection favorisant



la flexibilité phénotypique en termes de gestion des réserves énergétiques (Cavieres et Sabat 2008). De plus, étant donné l'existence d'un gradient de rigueur climatique sur l'aire d'hivernage, une sélection pour des phénotypes ayant des capacités d'engraissement qui diffèrent selon le site d'hivernage pourrait s'observer. Aussi, le plectrophane des neiges s'alimente souvent en groupes de plusieurs centaines d'individus en hiver (Lyon et Montgomerie 2011) et présente une hiérarchie entre les individus en fonction de l'âge et du sexe (Smith et Metcalfe 1994, 1997b). Finalement, les plectrophanes des neiges peuvent être capturés et bagués en grand nombre en hiver ( > 200 individus par jour ou > 6000 oiseaux par année à certains sites). L'expansion du programme de science collaborative "Canadian Snow Bunting Network" (CSBN) a permis d'autant plus d'augmenter l'effort de baguage de plectrophanes des neiges au cours des dernières années ainsi que le nombre de mesures récoltées sur les individus. Ces données sont gratuites, facilement accessibles et n'ont jamais été utilisées auparavant pour répondre à des questions de recherche concernant l'acclimatation hivernale du plectrophane des neiges.

### **Objectifs de l'étude et approche méthodologique**

L'objectif général de l'étude est d'examiner la gestion des réserves énergétiques en fonction de l'interaction potentielle de facteurs environnementaux et sociaux chez le plectrophane des neiges. Plus précisément, le **premier objectif** spécifique est de déterminer l'importance relative d'un ensemble de variables météorologiques sur la variation quotidienne des réserves énergétiques afin de déterminer si l'espèce démontre de la flexibilité phénotypique dans l'ajustement de leurs réserves. Notre prédiction est que si les oiseaux démontrent de la flexibilité au niveau de leur stratégie de gestion de leurs réserves énergétiques, ils devraient alors ajuster précisément celles-ci en fonction des conditions locales à court-terme rencontrées au site. Par exemple, ils devraient accumuler plus de réserves quand la probabilité de famine est plus élevée (p. ex. épaisseur de neige importante limitant l'accès à la nourriture, rafales de vent ou températures basses pouvant augmenter les pertes de chaleur). Le **deuxième objectif** spécifique est de déterminer si le phénotype

des oiseaux reflète une réponse évolutive à des conditions climatiques répétables à long-terme. Pour ce faire, nous allons examiner la variation des réserves énergétiques entre des sites d'hivernage distribués le long d'un gradient de rigueur climatique. Pour chaque site, les conditions climatiques historiques sont utilisées. Nous avons prédit que si la variation géographique observée est en effet causée par des facteurs évolutifs, alors, les individus occupant les régions de leur aire d'hivernage présentant un climat plus froid et neigeux devraient être plus gras que ceux hivernant dans des régions plus clémentes. Ces derniers devraient en effet minimiser l'accumulation superflue de réserves pour réduire les risques de prédation (Lima 1986). Le **troisième objectif** spécifique est de déterminer si les stratégies de gestion des réserves énergétiques varient entre des individus de différents rangs sociaux. Nous allons donc examiner la variation des réserves énergétiques au sein des classes de sexe et d'âge. Nous nous attendons, si l'accès aux ressources est influencé par la dominance sociale, à ce que les oiseaux subordonnés (les femelles et les oiseaux plus âgés chez le plectrophane des neiges Smith et Metcalfe 1997b) maintiennent plus de réserves que les individus dominants pour un site donné selon la théorie de la masse optimale (Higginson et al. 2012). Pour atteindre nos objectifs, nous avons analysé des données de baguage hivernal comprenant la masse corporelle, l'indice de gras sous-cutané, l'âge et le sexe de chaque individu capturé de 2009 à 2015. Nous avons aussi acquis des données météorologiques quotidiennes ainsi que les normales climatiques historiques pour chaque station de baguage. Les données provenant de huit emplacements dans l'Est du Canada ont été analysées pour un total variant entre 7 000 et 11 000 individus selon les objectifs spécifiques.

## CHAPITRE 1

# FLEXIBILITÉ PHÉNOTYPIQUE ET AJUSTEMENTS À LONG-TERME DES RÉSERVES ÉNERGÉTIQUES EN RÉPONSE À DES CONTRAINTES ENVIRONNEMENTALES SPATIALEMENT EXPLICITES CHEZ UN PASSEREAU NICHEUR DE L'ARCTIQUE

### 1.1 RESUME EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

Chez les passereaux résidants des régions nordiques, les niveaux de réserves énergétiques accumulées en hiver peuvent varier à l'intérieur d'une même population et entre les populations. Cependant, les connaissances sur comment différents facteurs environnementaux et sociaux peuvent interagir pour influencer la gestion des réserves énergétiques restent limitées. Nous avons utilisé un jeu de données à long-terme récolté dans plusieurs sites d'hivernage de l'est du Canada (7 ans; 8 sites) afin d'analyser les effets des fluctuations météorologiques quotidiennes (p. ex. température, couverture neigeuse), des variations climatiques à grande échelle (p. ex. normales climatiques de température) ainsi que l'influence du statut social des individus sur la variation des réserves énergétiques chez des plectrophanes des neiges (*Plectrophenax nivalis*) pendant l'hiver. Nos résultats supportent la prédiction que les oiseaux augmentent leur marge de sécurité contre la famine en accumulant plus de réserves quand les conditions sont exigeantes sur le plan énergétique et que l'accès à la nourriture est restreint. Plus spécifiquement, les oiseaux faisaient des ajustements précis de la taille de leurs réserves en s'engraissant d'avantage quand les conditions se détérioraient. La taille moyenne des réserves énergétiques augmentait aussi en fonction des tendances historiques de précipitations de neige à un site donné. Deux

mécanismes mutuellement non-exclusifs pourraient expliquer ces observations : (1) la présence chez l'espèce de flexibilité phénotypique à court-terme dans l'ajustement des réserves ainsi que (2) la sélection naturelle ayant favorisé l'engraissement chez les populations qui font face à un climat hivernal plus exigeant sur le plan énergétique. Finalement, nous avons observé que pour un emplacement géographique donné, les femelles (sexe subordonné) avaient plus de réserves en moyenne que les mâles (sexe dominant) relativement à leur taille structurelle, ce qui suggère que des facteurs sociaux pourraient aussi expliquer la variation des réserves énergétiques entre les individus chez le plectrophane des neiges.

Cet article a pour titre *Flexible and evolved energetic responses to spatially-explicit environmental constraints in an Arctic songbird* et a été soumis au Journal of Avian Biology. Ce travail provient d'une collaboration entre mon directeur François Vézina, professeur au département de biologie, chimie et géographie de l'Université du Québec à Rimouski, Emily McKinnon, stagiaire postdoctorale à l'Université de Windsor et mon co-directeur, Oliver P. Love, professeur au département de sciences biologiques à l'Université de Windsor et moi-même. Première auteure de cet article, j'ai participé au développement de l'idée du projet ainsi qu'à l'élaboration des questions et des hypothèses de recherche. De plus, j'ai contribué à la collecte des données sur le terrain, j'ai choisi et effectué les analyses statistiques et, finalement, j'ai rédigé l'article. Oliver P. Love, le deuxième auteur, a offert des pistes de réflexion importantes pour aider à l'interprétation des résultats et il a fourni les données de baguage de plectrophanes des neiges provenant du réseau collaboratif *Canadian Snow Bunting Network*. Troisième auteure de l'article, Emily McKinnon a participé au processus de révision de l'article. Dernièrement, François Vézina m'a guidé tout au long du processus menant à la production du présent article. Il a développé l'idée du projet avec moi et m'a aidé à la formulation des questions et hypothèses de recherche. Il m'a aussi aidé pour l'interprétation biologique des résultats et a participé au processus de révision de l'article.

## 1.2 FLEXIBLE AND EVOLVED ENERGETIC RESPONSES TO SPATIALLY-EXPLICIT ENVIRONMENTAL CONSTRAINTS IN AN ARCTIC SONGBIRD

Marie-Pier Laplante<sup>1\*</sup>, Emily McKinnon<sup>2</sup>, Oliver P. Love<sup>2</sup> et François Vézina<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Département de biologie, chimie et géographie, Centre d'études nordiques et Centre de La Science et la Biodiversité du Québec, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1.

<sup>2</sup>Department of Biological Sciences and Great Lakes Institute for Environmental Research, University of Windsor, Windsor, ON, Canada, N9B 3P4.

\*Corresponding authors: Francois\_Vezina@uqar.ca, Marie-Pier.Laplante@uqar.ca

## 1.3 ABSTRACT

Although energy reserves in wintering songbird species vary significantly within and across populations, fairly little is known about the relative role of different environmental and social factors in contributing to this variation. Using a long-term dataset collected across multiple wintering populations (7 years; 8 locations), we analyzed the effects of daily variation in weather (e.g., temperature, snow cover), large-scale climatic variation (e.g., historical climate normals) on the variation of energy reserves (i.e., fat stores) in wintering snow buntings (*Plectrophenax nivalis*). Our results support the prediction that birds carry more reserves to increase the safety margin against starvation when conditions are energy-demanding and access to food is more unpredictable (i.e., colder, snowier conditions). Specifically, birds responded to daily changes in weather by increasing their reserves as conditions deteriorated, with maximal temperatures and snow depth being the most important cues to inform fattening decisions. Mean energy reserves also increased as historical trends in total snowfall at a given location increased, suggesting that individuals wintering at certain latitudes/locations have evolved lipid reserve targets to match expected climatic conditions. Together these results suggest that both short-term phenotypic flexibility in the management of energy reserves and selection on phenotypes that have

differential capacities for fattening across wintering sites are two non-mutually exclusive mechanisms that may contribute to our observations. We also found that for a given location, females consistently exhibited higher fat reserves than males relative to their body size, potentially suggesting that social dominance may play an additional role in explaining variation in energy reserves across individuals in this species.

#### **1.4 INTRODUCTION**

Winter is as a challenging period for small birds of north-temperate climes (Cooper 2000). Not only does shortened day length reduce the time available for foraging, but cold temperatures increase energy expenditure for thermoregulation (Scholander et al. 1950), and adverse weather conditions such as storms can reduce access to food resources (King 1972, Carey 2012). To improve chances of survival, many small songbirds increase lipid reserves during the wintering period (Dawson and Marsh 1986, Haftorn 1989, see Blem 1990 for reviews). Fat reserves are accumulated during the day, acting as the principal source of energy to survive enforced fasting through long and cold nights, while also offering a safety margin against starvation in case finding food becomes difficult during the subsequent day(s) (Blem 1976, Lehikoinen 1987)

Despite its energetic benefits, accumulating and carrying fat reserves does entail significant proximate and ultimate costs (reviews by Cuthill and Houston 1997, Witter and Cuthill 1993). For example, indirect risks may arise through exposure to predation while looking for resources, where individuals must spend more time feeding to increase or maintain their lipid reserves and meet their energy needs (McNamara and Houston 1990, Brodin 2007). Elevated energy costs associated with carrying a heavier body during flight represent proximate costs (Brodin 2001) and ultimately this extra mass can increase predation risks by impairing flight and take-off abilities (Dietz et al. 2007; Hedenström 1992; Lilliendahl 1997; Metcalfe and Ure 1995; Witter et al. 1994). Accordingly, both theoretical (Lima 1986, Macleod et al. 2005, Krams et al. 2010, Bonter et al. 2013) and empirical observations (Bednekoff and Houston 1994; Houston et al. 1993; Houston and McNamara 1993) have confirmed that birds optimize the storage of lipids to avoid

starvation while minimizing mass gain to reduce predation risks. Given the costs, benefits and constraints associated with energy reserves, it is not surprising that within species, body mass and fat reserves vary on large geographic scales: individuals wintering at higher latitudes or elevations carry more reserves than those wintering in more southern or lower elevations (Knowles 1972, Blem 1975, Nolan Jr and Ketterson 1983, Dawson and Marsh 1986, Castro et al. 1992, Smith and Metcalfe 1997a, but see King and Mewaldt 1981).

To adjust their energy reserves to ambient conditions, birds may rely on one of two non-mutually exclusive strategies. Some species appear to flexibly fine-tune the magnitude of their fat reserves in direct response to local daily changes in weather (i.e., a proximate response to variable weather conditions; White-throated sparrow, *Zonotrichia albicollis*, Blem and Shelor 1986; dark-eyed junco, *Junco hyemalis*, Nolan and Ketterson 1983; see Pravosudov and Grubb 1997 for a review). These species generally have more body fat on days where the need for insurance against starvation is greater (i.e., cold weather, snow cover limiting food supply) (King 1972, Ekman and Hake 1990, Bednekoff and Krebs 1995, although see Gosler 2002). Ambient temperature (Goławski et al. 2015; Newton 1969; Polo et al. 2007; Balen 1967) and, to a lesser extent, wind speed (Kelly et al. 2002, Goławski et al. 2015), humidity (Blem and Shelor 1986) and snow cover (Nolan and Ketterson 1983, Broggi et al. 2003) have all been shown to influence variation in the short-term adjustment of energy reserves. Some other species have also been shown to exhibit an ultimate, evolutionary response to repeatable winter conditions, where individuals have been selected to anticipate average winter conditions expected at a given geographical location for a given time, and fatten accordingly (White-Crowned Sparrow, *Zonotrichia leucophrys*, King and Mewaldt 1981; American Goldfinch, *Spinus tristis*, Dawson and Marsh 1986). Individuals in these species may therefore be less sensitive to short-term changes in weather and, as such, daily variation in fat reserves are better correlated with historical averages in temperatures expected for a given day than with current temperatures on the day of capture (Dawson and Marsh 1986).

In wintering passerines that form foraging flocks, social dominance hierarchies (Sabine 1949, Dixon 1965, Hartzler 1970, Hogstad 1987) can also influence energy management strategies. Generally, dominant individuals (often males) appear to carry less fat than subordinates (e.g., usually females and younger birds) (Gosler 1996, Pravosudov et al. 1999, Krams et al. 2010, although see Koivula et al. 1995, Verhulst and Hogstad 1996, Lewden et al. 2012) with theory suggesting that given their priority over food resources, higher-ranking birds can afford to carry less fat and therefore reduce mass-dependent costs (Clark and Ekman 1995). In fact, dominant birds can afford to take more risks as they are likely to be the first to gain access to a limited food supply (Ekman and Lilliendahl 1993). Although environmental and social cues can in theory interact to have a strong influence on the amount of energy reserves carried by passerines in winter, most studies have only considered the influence of weather, climate and social factors in isolation. As such, little is known regarding how these factors interact to affect energy reserve management. This latter point is especially relevant as species face increasing uncertainties in both short-term weather patterns and larger-scale climatic variation from the impacts of climate change (Deser et al. 2012, Williams et al. 2015).

In this study, we investigated the influence of 1) daily variation in weather, 2) long-term trends in winter climate across wintering locations and 3) social rank on the variation in winter energy reserves of snow buntings (*Plectrophenax nivalis*), a circumpolar Arctic-breeding migratory songbird wintering in snow-covered habitats. This species offers an ideal system to examine the interplay between, and relative contributions of, weather (i.e., short-term weather conditions), climate (i.e. long-term average weather at a given location) and social aspects of winter energy reserve management. Importantly, buntings winter in regions where low temperatures, frequent snow cover (limiting access to food) and highly variable weather conditions should promote selection for short-term flexibility in energy management (Cavieres and Sabat 2008). Snow buntings also form flocks of up to 1000 individuals during the winter (Lyon and Montgomerie 2011), exhibiting dominance hierarchies (Smith and Metcalfe 1994) and, given the large variation in climate harshness



across its wintering range, selection for phenotypes with differential capacities for fattening may also be expected to arise across wintering sites.

We proceeded on the long-held assumption that the amount of fat stored by an individual reflects the perceived demand for safeguard against starvation while minimizing predation risks (Lima 1986, Lehikoinen 1987, Bednekoff and Houston 1994). We first aimed to determine whether birds showed short-term flexibility in the management of their energy reserves. To do this, we looked at the relative importance of weather variables in predicting daily fattening decisions. We predicted that if birds fine-tune energy reserves to variation in local weather, they should carry more fat on days where the probability of starving is higher (i.e., increased snow depth limiting access to food, increased wind gusts or declining temperatures leading to higher heat losses). Secondly, we wanted to determine whether birds showed evolutionary responses to geographic variation in climatic conditions. We therefore examined variation in energy reserves at wintering sites distributed across a gradient of climate harshness (Fig. 1). We expected that if phenotypes reflect responses to long term climatic conditions, that snow buntings should carry more reserves when occupying portions of the range where historical climate was colder and snowier (Fig. 1) compared to birds from milder locations as these latter birds should minimize unnecessary fat accumulation to lower predation risks (Lima 1986; Rogers et al. 1994). Finally, we examined the variation in management of energy reserves within both a sex- and age-specific context to determine whether strategies vary among individuals of differing social status. We performed these analyses within each geographic location and using data from all locations combined. We predicted that if access to resources is mediated by social dominance, then under the optimal body mass theory, subdominant birds (females and older birds in snow buntings) (Smith and Metcalfe 1997b) should carry greater fat reserves (Higginson et al. 2012) than dominant individuals and that this pattern should be observable both within and across locations.

## **1.5 METHODS**

### **Field methods and historical banding data**

For this study, historical bird banding (ringing) data was obtained from the Canadian Bird Banding Office (BBO) for the period 2009-2015, representing a total of over 11,000 individual birds captured in Central and Eastern Canada (Fig. 1). Additional data on body mass, wing chord, fat score and time of capture were obtained from the citizen science project Canadian Snow Bunting Network (CSBN). We kept only individual banding records for which a complete set of information was available for every individual (i.e., sex, age, wing chord, fat score, body mass, time of capture). Each winter, snow buntings are captured across wintering locations forming a climatic / weather gradient represented by a spread across both latitude and longitude (Fig. 1). There are marked differences in long-term mean temperatures and total snowfall across these locations (Fig 1), two parameters that are known to strongly affect the regulation of body reserves in small wintering passerines (Waite 1992). At each site, birds are captured in open agricultural or coastal areas using seed-baited walk-in traps. Sex and age are determined morphologically according to Pyle (1997) and birds are banded with a unique numbered aluminum band (United States Fish and Wildlife Service). Unflattened wing chord is measured to the nearest 1 mm, as an index of structural body size, and body mass is recorded to 0.1 g using digital scale. The size of fat reserves is also estimated visually using a standardized scoring system ranging from 1-7 (Kaiser 1993).

### **Weather and climate data**

Daily weather variables were extracted from the following three sources: 1) Environment and Climate Change Canada (ECCC) Weather Office online ([www.weatheroffice.gc.ca](http://www.weatheroffice.gc.ca)), 2) Ministère du Développement Durable de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques (MDDELCC), and 3) National Snow and Ice Data Center (NSIDC) (Brown and Brasnett 2010). For daily data obtained from ECCC and MDDELCC, banding site coordinates were used to determine the weather station

closest to each banding site (number of locations : 8, mean distance: 13.69 km  $\pm$  7.24 km, mean  $\pm$  SE, range = 4.47 km to 25.28 km). We also used these coordinates to extract snow depth data from the NSIDC (see Brasnett (1999) and Brown and Brasnett (2010) for details on daily snow depth analysis calculations), using only the grid cells (24 km x 24 km) that included banding locations. In total, we extracted eight daily weather variables predicted to be biologically relevant for snow bunting wintering energetics: minimal temperature ( $^{\circ}$ C), mean temperature ( $^{\circ}$ C), (maximal temperature ( $^{\circ}$ C), snow depth (cm), total snowfall (cm), absolute humidity ( $\text{g/m}^3$ ), maximal wind gust (km/h), cloud cover (0-10) (variables and units are summarized in table S1, supplemental material). In addition to mean values for the day of capture, we also examined mean weather variables for the three-day window prior to the capture date of every bird since it is generally assumed that birds may use the recent past weather to determine the level of reserves to be accumulated the next day (Bednekoff et al. 1994). We chose a three-day window based on previous work by Nolan and Ketterson (1983) on winter fattening in the dark-eyed junco. We also extracted monthly climate normals for temperatures and total snowfall (January and February) for the period 1981-2010 by using the ECCC data for weather station closest to each banding site (mean distance: 11.62 km  $\pm$  2.13 km, mean  $\pm$  SE, range = 7.04 km to 15 km).

## **Statistical analyses**

### Estimation of energy reserves

Interpretations with regards to stored energy in birds may potentially vary dependent upon the metric that is being used to assess fat reserves: we therefore used two indexes of fat reserves in our statistical analyses. We first considered body mass because winter variation in mass is strongly influenced by the amount of fat carried by birds (Dawson and Marsh 1986, Rogers 1987). However, several studies have also shown significant increases in non-fat body components, such as flight muscles (Swanson and Vézina 2015) or digestive organs in association with cold wintering conditions in passerines (Liknes and Swanson 2011; Petit et al. 2014; Zheng et al. 2008). Therefore, interpreting body mass variation alone as an indicator of fat reserves could be partly biased as it is also influenced

by lean components of body mass. Thus, we also examined a widely-used visual fat score to assess the extent of fat reserves more directly. Although fat scores can be affected by observer bias (Rogers 1991), this measure has nevertheless been shown to be a good predictor of true fat content in other passerine species (see examples in Krementz and Pendleton 1990). It is also commonly available within banding databases (Krementz and Pendleton 1990, Dunn 2003) as it is an easy and inexpensive technique to assess fat stores in wild-caught birds. Furthermore, our current work on captive snow buntings using quantitative magnetic resonance to precisely and non-invasively estimate body fat (see Guglielmo et al. 2011) indicates that fat scores reliably predict body fat content in this species despite possible observer bias. Nonetheless, to increase overall confidence in our model outputs, we first ran analyses using body mass alone as our index of energy reserves, followed by the same analyses using fat score alone as a response variable to confirm that trends observed were likely driven by variation in fat content. For both body mass and fat score models, analyses were performed using 1) weather data on the focal day of capture and 2) weather data averaged over the three-days preceding capture.

The effect of structural size on body mass and fat reserves are well known in passerines since structurally larger birds are usually heavier and can hold larger amounts of fat (Balen 1967, Blem 1990). The effects of time of capture on body mass and fat reserves are also well documented, as birds are fattening throughout the day during winter (Karpouzios et al. 2005, Turcotte and Desrochers 2008, Mandin and Vézina 2012). Photoperiod also influences variation in daily fat reserves, as birds store more fat when days are shorter because they have to sustain longer nocturnal fasts (Lehikoinen 1987; Newton 1966; Mandin and Vézina 2012). Therefore, we corrected our indexes of fat reserves for these potential confounds by first extracting residual body mass/fat from models testing for relationship with these independent variables (structural size, time of capture and day length) after confirming their effects (see results section). These residuals were then used as our new (i.e., corrected) dependent variables for all subsequent analyses. Body mass residuals were also regressed against fat score to confirm that this variable indeed mostly reflected variation in fat reserves (Fig. 2). Thereafter, residual mass and

residual fat score are simply referred to as "body mass<sup>R</sup>" and "fat score<sup>R</sup>".

### *1. Influence of weather on daily variation in energy reserves*

For these analyses, we worked with data collected between November 1<sup>st</sup> and March 20<sup>th</sup> to include only the wintering period for snow bunting populations within eastern North America (Vincent and Bédard 1976, Lyon and Montgomerie 2011, McKinnon et al. 2016). We tested for the effect of weather (both for the day of capture and the three-day average prior to capture) on both 1) fat score<sup>R</sup> and 2) body mass<sup>R</sup> using linear mixed-effect models (Raudenbush and Bryk 2001). Because predictor variables were on different scales, all numerical variables were standardized using the scaling method implemented in R package *arm* (Gelman and Su 2008). This method standardizes regression predictors by centering and dividing by two standard deviations and allows the resulting coefficients to be directly comparable with binary predictors, such as sex and age in our models (Gelman 2008). We included sex and age as fixed effects because we expected these to reflect dominance status (see below) (Smith and Metcalfe 1994, 1997), while banding site and banding year were included as random effects. Unfortunately, wind speed and cloud cover could not be included in the three-day prior models given the amount of missing weather data. We also tested for multicollinearity between weather variables using the Variance Inflation Factor (VIF) (adapted from Fox and Weisberg 2010). To reduce multicollinearity, predictor variables were eliminated from the full model to obtain VIF values below 10 (Neter et al. 1989, Hair 1998) (only the variable mean temperature was removed). Additionally, we calculated the average VIF across predictors to ensure the value was not substantially greater than 1, another rule of thumb used in the literature to assess the presence of multicollinearity (Chatterjee and Price 1991). Because mean VIF values for all full models fell below 3, we did not consider multicollinearity to be a concern for our analyses.

The description of predictors used in the full model can be found in Table S1 (supplemental material). Once the predictors to be included in the full models were defined, we derived all possible submodels from each set of predictors (Stokke et al. 2008, Grueber

et al. 2011). An Akaike information criterion value (AIC) was then calculated for all models. Based on selection by the AIC, the model with the lowest  $\Delta$  AIC among those that fell within  $\Delta$  AIC < 2) was retained for interpretation. We also used a likelihood ratio test of the best model compared to a null model to determine if weather was a significant factor in explaining variation of energy reserves. Variables were considered significant when their confidence intervals did not include zero. Only banding entries with an associated complete set of weather variables were kept in this dataset to avoid conflicts with model selection (final sample size = 11,119 birds).

## *2. Climate-related variation in body mass and fat reserves*

To examine how body mass and fat reserves varied along a gradient of climatic harshness (Fig.1), we performed multiple regressions of both site-specific mean body mass<sup>R</sup> and fat score<sup>R</sup> as a function of mean historical temperatures and total snowfall calculated for the period between 1981-2010 (body mass<sup>R</sup> ~ snow + temperatures and fat score<sup>R</sup> ~ snow + temperatures). The relationship between mean historical snowfall and mean historical temperatures was verified via a Pearson's product-moment correlation to ensure they could both be included in the same model. Inter-station repeatability in terms of temperature and snowfall was very high (repeatability > 90 % over the 30 years used in this study following methods in Lessels and Boag 1987; e.g., Mont-Joli always snowier than Cayuga, confirming that the geographic differences in climatic conditions were maintained over time). For these analyses, we used data collected in January and February because it is at this period that the banding effort is most consistent. It also corresponds to the coldest time of the year (final sample size = 9,786 birds).

## *3. Variation in body mass and fat reserves among sexes and age classes*

We investigated sex- and age class-related variation in fat score<sup>R</sup> and body mass<sup>R</sup> using two approaches. We first included these variables in models testing for the influence of weather on daily variation in fat score<sup>R</sup> and body mass<sup>R</sup> combining all stations. We then examined the effects *within* each banding station (n = 7 stations) because we expected

geographic variation may affect the size of mean energy reserves. To do this, we performed bootstrapped two-sample t-tests ( $n = 9999$ ) following Efron and Tibriany (1994) within each banding site. We opted for bootstrapping because samples for two of the sites were not normally distributed and this technique provides a more robust  $P$ -value when confronted with violations of the assumption of normality (Legendre and Legendre 1998, Wood 2004). Here again, we used data collected in January and February for these analyses. However, to determine the effect of sex on mass and fat reserves, one station was removed because it only contained males (Luskville station) (final sample size = 9,723 birds). To test for the effect of age on body mass and fat, we focused only on males, to avoid a confounding effect of sex on dominance (final sample size = 7,372 birds).

All statistical analyses were conducted using the statistical software R 3.2.1 (R Core Team, 2004). The function 'lmer' (linear models) in the package lme4 was used to run mixed-effects models (Bates et al. 2015). The function 'dredge' in the package MuMIn was used for model selection (Barton 2009). The function 'sem.model.fit' was used to extract  $R^2$  for mixed models in the package piecewiseSEM (Lefcheck 2016). All values are reported as mean $\pm$ sem.

## 1.6 RESULTS

### Estimation of energy reserves

As predicted, body mass was positively correlated with fat score ( $R^2 = 0.187$ ,  $F_{2.67,12243} = 2813$ ,  $p < 0.001$ ). Structural size was a significant predictor of both body mass ( $\beta = 0.466 \pm 0.006$ ,  $p < 0.001$ ) and fat score ( $\beta = 0.065$ ,  $\pm 0.003$ ,  $p < 0.001$ ). Although very weak, the latter effect was surprising as visual fat scores are ranked relative to the size of the bird (e.g. furcular area), meaning that the metric should already correct for body size. However, as this could potentially reflect some observer bias (e.g., a tendency to score structurally large birds higher), we adopted a conservative approach and included structural size in the fat score model when calculating residuals. There was also a significant positive effect of time of capture (time of day at which the bird is captured) on both body mass ( $\beta = 3.477 \pm$

0.266,  $p < 0.001$ ) and fat score ( $\beta = 0.973 \pm 0.148$ ,  $p < 0.001$ ). Furthermore, day length negatively predicted body mass ( $\beta = -0.356 \pm 0.023$ ,  $p < 0.001$ ) and fat score ( $\beta = -0.198 \pm 0.013$ ,  $p < 0.001$ ). Therefore, birds were heavier and had higher fat scores when they were structurally larger, were captured later in the day and when days were shorter. Residual body mass was also significantly correlated with fat score (12, 245,  $R^2 = 0.145$ ,  $F_{1,12243} = 2070$ ,  $p < 0.001$  Fig. 2).

### 1. Flexible responses in body mass and fat reserves to daily weather variation

Models using weather associated with the focal day of capture explained slightly more variance and had lower AIC values than models using weather averaged over the three days preceding capture (Table 1). Weather variables also explained the variation in fat reserves better than the variation in body mass (e.g., fat score: 36 %; body mass: 15 %) (Table 1). All models were significantly stronger than the associated null models (Fat score:  $\chi^2_9 = 572$ ,  $p < 0.001$ ; Three-day-prior fat score:  $\chi^2_8 = 454$ ,  $p < 0.001$ ; Body mass:  $\chi^2_8 = 262$ ,  $p < 0.001$ ; Three-day-prior body mass:  $\chi^2_6 = 176$ ,  $p < 0.001$ ), and had lower AIC values (Table 1).

When considering the focal day of capture we found that birds were heavier and had larger fat reserves as the season progressed (ordinal day effect on body mass<sup>R</sup>:  $z = 3.025$ ,  $\beta = 0.163 \pm 0.054$ ; ordinal day effect on fat score<sup>R</sup>:  $z = 6.138$ ,  $\beta = 0.158 \pm 0.026$ ; Fig. 3A; 3C. Body mass<sup>R</sup> and fat score<sup>R</sup> both increased with increasing snow depth (body mass<sup>R</sup>:  $z = 4.148$ ,  $\beta = 0.285 \pm 0.069$ ; fat score<sup>R</sup>:  $z = 7.095$ ,  $\beta = 0.235 \pm 0.033$ ). Body mass and fat reserves also showed complex relationships with temperature variables, where both body mass<sup>R</sup> and fat score<sup>R</sup> increased as maximal temperatures declined (body mass<sup>R</sup>:  $z = -9.322$ ,  $\beta = -5.117 \pm 0.055$ ; fat score<sup>R</sup>:  $z = -11.962$ ,  $\beta = -0.310 \pm 0.026$ ), yet both decreased with declining minimal temperatures (body mass<sup>R</sup>:  $z = 3.830$ ,  $\beta = 0.237 \pm 0.062$ ; fat score<sup>R</sup>:  $z = 4.912$ ,  $\beta = 0.145 \pm 0.029$ ). Sex was an important predictor of both body mass and fat score in all models. In fact, males were heavier than females (body mass<sup>R</sup>:  $z = 9.916$ ,  $\beta = 0.562 \pm 0.057$ , Fig. 3A; Fig. 3B) while apparently carrying less fat (fat score<sup>R</sup>:  $z = -14.592$ ,  $\beta = -$



$0.391 \pm 0.027$ , Fig. 3C; Fig.3D).

Variation in absolute humidity predicted variation in daily fattening, but only when weather variables were averaged over the previous three days (Fig. 3B; 3D). Indeed, birds had a lower fat score<sup>R</sup> when the three days preceding capture had been more humid ( $z = -2.452$ ,  $\beta = -0.138 \pm 0.056$ ). However, humidity on the day of capture was not an important predictor of either a bird's body mass<sup>R</sup> or its fat score<sup>R</sup>. While snowfall was a positive and significant predictor of fat score<sup>R</sup> on a given day ( $z = 3.573$ ,  $\beta = 0.075 \pm 0.021$ , Fig. 3C), it was not an important predictor of variation in body mass<sup>R</sup> (Figure 3A). Cloud cover and wind speed also predicted variation in the body mass<sup>R</sup> and fat score<sup>R</sup> of birds captured on a given day: individuals tended to be heavier and fatter when days were cloudier (body mass<sup>R</sup>:  $z = 3.004$ ,  $\beta = 0.155 \pm 0.051$ ; fat score<sup>R</sup>:  $z = 2.274$ ,  $\beta = 0.056 \pm 0.024$ ) and windier (body mass<sup>R</sup>:  $z = 4.420$ ,  $\beta = 0.196 \pm 0.055$ ; fat score<sup>R</sup>:  $z = 2.328$ ,  $\beta = 0.045 \pm 0.021$ ). However, these effects were weak considering the low  $\beta$  values of these variables and confidence intervals almost including zero (Fig. 3A; Fig. 3C).

## **2. Evolved responses of body mass and fat reserves to climate-related variation**

Historical total snowfall was a significant positive predictor of both mean body mass<sup>R</sup> (Partial  $R^2 = 0.82$ ,  $\beta = 1.951 \pm 0.406$ ,  $p < 0.005$ ; Fig. 4) and mean fat score<sup>R</sup> (Partial  $R^2 = 0.69$ ,  $\beta = 1.780 \pm 0.529$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 5) with birds being heavier and fatter at sites where historical total snowfall was the greatest. However, historical mean temperatures at a site were not a significant predictor of either mean body mass<sup>R</sup> ( $\beta = -0.256 \pm 0.406$ ,  $p = 0.557$ ) or mean fat score<sup>R</sup> ( $\beta = 0.850 \pm 0.529$ ,  $p = 0.169$ ). Historical total snowfall and mean historical temperatures were not significantly correlated ( $r(6) = -0.672$ ,  $t = -2.223$ ,  $p = 0.07$ ).

## **3. Sex- and age-specific variation in body mass and fat reserves**

Males consistently exhibited higher body mass<sup>R</sup> than females at all locations, but always had a lower fat score<sup>R</sup> (Fig. 6). This consistent inter-sexual difference in mean body mass<sup>R</sup>

and mean fat score<sup>R</sup> was significant in five and four locations out of the seven locations, respectively (Table S-2, Fig. 6). Across banding sites, older birds (i.e., after second year: ASY) were heavier and had a higher fat score<sup>R</sup> than younger (i.e., second year: SY) birds (body mass<sup>R</sup>:  $z = 3.810$ ,  $\beta = 0.170 \pm 0.045$ ; fat score<sup>R</sup>:  $z = 4.498$ ,  $\beta = 0.095 \pm 0.021$ ) (Fig. 7). Within-banding-locations analyses revealed that older birds also had a higher fat score<sup>R</sup> and body mass<sup>R</sup> in five out of seven locations (Fig. 6), although this difference was only significant in one location for body mass<sup>R</sup> and two locations for fat score<sup>R</sup> (Table S-3; Fig. 7).

## 1.7 DISCUSSION

Few studies have attempted to provide a thorough examination of how weather, climate and social factors interact to influence energy reserve management in wintering birds. We used a wintering songbird species to examine energetic adaptations to winter climate in general, as well as energetic flexibility to finer-scale changes in weather. Using a large multi-site dataset we found support for the prediction that birds have evolved 1) the flexibility to respond to short term changes in weather within given geographic locations, as well as 2) the capacity to carry more fat reserves overall when there is a greater probability of starvation while wintering at a given location (Carey and Dawson 1999). The presence of inter-sexual variation in body mass and fat reserves also suggests that within a population for a given site, social hierarchies could be an important additional mechanism influencing winter fattening dynamics.

### **Fine-tuning of energy reserves to meet daily weather challenges**

As predicted, snow buntings appear to fine-tune their energy reserves in response to short-term changes in weather. Such phenotypic flexibility is expected to evolve in species facing variable environmental conditions such as fluctuating food resources and variable short-term weather (Caswell 1983, Cavieres and Sabat 2008). Individual birds increased the size of their energy reserves as weather conditions increased in severity, (e.g., as snow depth increased both body mass and fat score increased), a finding consistent with previous

work on snow buntings held in captive outdoor conditions (Vincent and Bédard 1976). These results are expected given that snow cover limits access to food for wintering granivorous ground-foraging birds such as snow buntings and has been found to decrease the abundance of these species in winter (Best et al. 1998). Short-term adjustment of energy reserves in response to snowfall has also been observed in other small wintering passerines (Nolan and Ketterson 1983, Blem and Shelor 1986, Ekman and Hake 1990, Waite 1992, Rogers and Reed 2003, Broggi et al. 2003).

Snow buntings also maintained greater energy reserves when maximal temperatures decreased, supporting our prediction that birds should be heavier and fatter when heat loss is more of an issue. However, the direction of the relationship was opposite for minimal temperatures, whereby birds were lighter and had lower fat scores when minimal temperatures declined. While a negative relationship with maximal temperature may indicate strategic fattening, a positive relationship with minimal temperatures suggests that snow buntings may be constrained in their capacity to fatten on very cold days. In fact, birds might be forced to use a greater proportion of their energy input during the day and/or be forced to use their reserves at a higher rate during these days (see Mandin and Vézina 2012 for a similar case in black capped chickadees (*Poecile atricapillus*)). Our results therefore suggest that maximal and minimal temperatures can influence avian energy budgets differentially in a context-dependent manner. We therefore recommend considering both variables in studies on fattening.

The observation of a negative relationship between fat reserves and absolute humidity measured during the 3 days preceding capture is interesting. Mandin and Vézina (2012) reported that black-capped chickadees consumed more of their fat reserves during humid periods (based on relative humidity) measured up to 7 days before capture, which is consistent with our results. Likewise, Petit et al. (2013) also reported an effect of absolute humidity on summit metabolic rate in that same species, with birds expressing higher cold endurance during humid days. As humid air may increase heat loss through evaporative cooling of water condensing on the body, periods of higher humidity could lead to higher

daily energy expenditure and lower fat reserves. However, we suggest interpreting this result with caution since confidence intervals were very large for both body mass and fat scores, indicating significant variability in the response, which almost included zero for the analyses on fat score<sup>R</sup>, suggesting that the effect was weak at best.

We found that weather explained daily variation in fat score better than variation in total body mass. This suggests that a qualitative, ordinal measure such as a visible fat score may be more appropriate in quantifying fat reserves than size-corrected body mass in small wintering passerines. Studies have shown that the non-fat component of avian body mass (i.e. organs, muscles) seems to vary seasonally, culminating at the peak of winter, rather than on a short term basis like fat reserves (Liu and Li 2005, Zheng et al. 2008, Petit et al. 2014). This could explain why body mass was less influenced by weather than fat score in this study.

### **Energy reserves are matched to expected climatic conditions**

Although previous research has suggested that the underlying mechanism for geographic variation in energy reserves was most certainly climate-related (e.g., Ketterson and Nolan 1983), few studies have tested this idea empirically. Our data indicate that energy reserves (in this case body mass and fat score) increase not only with local climate conditions, but even more strongly with the associated long-term climate normals, especially when considering total snowfall. Total snowfall (but not temperature) was a predictor of body mass and fat score when using long term weather data. As such, snowfall may be a strong driving mechanism leading to spatial variation in energy reserves in snow buntings, with birds requiring higher optimal fat reserves to survive in portions of the range where winter climate is the most demanding (i.e., heaviest snow cover) (King and Mewaldt 1981). Historical data used in this study revealed marked differences among sites in terms of climate, even across relatively small latitudinal gradients (e.g., total snowfall in Côteau du Lac differed from Mirabel by 24cm, despite being only 40km apart ; Fig. 1). Our results

highlight the importance of characterizing geographic locations in terms of their climate rather than solely using latitude as a proxy for climate, which is further confirmed by previous altitudinal studies in this species where birds occupying harsh mountainous sites were heavier than those from milder coastal sites (Banks et al. 1989, Smith and Metcalfe 1997).

There are two (non-exclusive) mechanisms by which geographical variation in body mass and fat reserves may be generated in response to long-term climate normals. First, phenotypic flexibility could enable birds to fine-tune optimal reserves according to short-term environmental conditions within sites thus leading to the observed pattern. Second, past selection events on phenotypes with differential capacities for fattening across wintering sites (i.e., latitudes, or climate harshness) may be responsible for the geographic differences. Here, we argue that both these mechanisms are likely contributing to our observations. Indeed, our data indicate that birds respond to daily changes in weather by adjusting their fat reserves (flexibility) and, as 30-year repeatability between locations for snowfall and temperature was very high ( $> 90\%$ ), consistent geographic variation among sites in terms of climatic harshness could also have favored certain phenotypes (e.g., fatter birds) at certain sites (e.g., snowier and colder sites). Banding data revealed that while some individual snow buntings appear faithful to their wintering site for as many as seven years in a row and show high-over winter site persistence, other individuals are known to either change wintering range between consecutive winters or travel short to long distances within winter (Bryens 1944; McKinnon 2017). More data on within winter movements is required to tease apart the contribution of these two possible mechanisms in snow bunting's winter energy management.

### **Factors influencing sex- and age-specific variation in energy reserves**

Social dominance may be an important factor regulating winter fat levels in small birds. Typically, dominant individuals are leaner than subordinates because their higher status allows priority over resources (Ficken et al. 1990, Ekman and Lilliendahl 1993, Clark and Ekman 1995). In snow buntings, males are dominant over females, and younger

birds are dominant over adults (Smith 1994). We therefore predicted that males and young birds would carry less energy reserves than females and older birds and results were partly consistent with our predictions. Indeed, for a given geographic location, females carried more fat than males relative to their body size (Fig. 6). The overall tendency was also for older birds to be heavier than younger birds (Fig. 7), but the effect was weak and significant in only one of the seven stations. It therefore appears that sex is more important than age in influencing energy management in this species and that social dominance among sexes could interact with climatic conditions in explaining variation in snow bunting energy stores, providing support to a similar and previously reported, but non-significant, trend for snow buntings (Macdonald et al. 2015). However, teasing apart the influence of sex and weather on snow buntings' energy management will require further experimental work as ongoing studies in our laboratory show the same sex effect in wintering outdoor captive birds kept in single-sex pens, where social interactions among males and females are not possible.

Our data also showed that, for a given structural body size, while males carried less fat than females (Fig. 6B), they were nonetheless heavier (Fig. 6A). This suggests that male and female snow buntings may not apportion body components the same way. For example, for their size, the higher mass of males may not be driven by a larger amount of fat, but instead could result from a greater amount of lean mass or larger muscles. This pattern has also been shown in wintering black capped chickadees where males had on average 10.3% more lean mass than females, due to larger skeletal muscles and larger organs (heart, lungs, kidneys, liver, brain, skin) (Petit et al. 2014). Larger muscles in males have also been reported in wintering white-breasted nuthatches (*Sitta carolinensis*), and house sparrows (*Passer domesticus*, Liknes and Swanson 2011). Taken together, our results therefore indicate that for a given location and body size, female body mass seems to contain a larger amount of fat. As females are structurally smaller than males, this may be required to support their higher mass-specific metabolic rate for a given set of environmental conditions.

In summary, this study showed that wintering passerine birds may be sensitive to the changing dynamics of their wintering habitat. Moreover, birds exhibited flexibility in terms of energy management in response to environmental stochasticity, with different patterns across sexes and wintering sites. Climate models predict that extreme winter weather events will increase in amplitude and frequency at northern latitudes and that short-term weather will become more variable (Easterling et al. 2000, IPCC 2013). Determining the current level of flexibility for winter traits that may impact fitness is therefore fundamental in order to assess the vulnerability of cold-adapted, temperate wintering species to predicted changes in climate (Aguilar-Kirigin and Naya 2013, Williams et al. 2015). Our findings are therefore an important first step in understanding the adjustments that may allow wintering species to adapt to future climatic stressors.

## 1.8 ACKNOWLEDGMENTS

We thank all banders and volunteers of the Canadian Snow Bunting Network for data collection and ongoing enthusiasm about snow bunting research. A special thanks to the following banders whose data were used for the analyses of this paper (alphabetical order): Simon Duval, Liette Fortier, Nancy Furber, Gay Gruner, David Lamble, Rick Ludkin, Theresa Mckenzie, Fergus Nicoll. We also thank Alain Caron and Nicolas Casajus for their help with statistical analyses. M.-P. Laplante received scholarships from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the Fond de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT). This research was supported by NSERC Discovery grants to F.V. and O.L.P. as well as Canada Research Chair funding to O.P.L.

## 1.9 REFERENCES

- Aguilar-Kirigin, A. J. and Naya, D. E. 2013. Latitudinal patterns in phenotypic plasticity: the case of seasonal flexibility in lizards' fat body size. - *Oecologia* 173: 745–752.
- Balen, J. van 1967. The significance of variations in body weight and wing length in the Great Tit, *Parus major*. - *Ardea* 55: 1–59.
- Banks, K. W. et al. 1989. Biometrics and pre-migratory fattening in the Snow Bunting *Plectrophenax nivalis*. - *Ringed Migr.* 10: 141–158.

- Barton, K. 2009. MuMIn: multi-model inference. R package version 1. 0. 0. <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>.
- Bates, D. et al. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. - J. Stat. Softw. 67: 1-48.
- Bednekoff, P. A. and Houston, A. I. 1994. Optimizing Fat Reserves over the Entire Winter: A Dynamic Model. - Oikos 71: 408–415.
- Bednekoff, P. A. and Krebs, J. R. 1995. Great Tit Fat Reserves: Effects of Changing and Unpredictable Feeding Day Length. - Funct. Ecol. 9: 457–462.
- Bednekoff, P. A. et al. 1994. Great Tit Fat Reserves under Unpredictable Temperatures. - J. Avian Biol. 25: 156–160.
- Best, L. B. et al. 1998. Avian Abundance in CRP and Crop Fields during Winter in the Midwest. - Am. Midl. Nat. 139: 311–324.
- Blem, C. R. 1975. Geographic variation in wing-loading of the house sparrow. - Wilson Bull.: 543–549.
- Blem, C. R. 1976. Patterns of lipid storage and utilization in birds. - Am. Zool. 16: 671–684.
- Blem, C. R. 1990. Avian energy storage. – In: Power, D. M. (ed.), Current Ornithology. Plenum Press, pp. 59–113.
- Blem, C. R. and Shelor, M. H. 1986. Multiple regression analyses of midwinter fattening of the white-throated sparrow. - Can. J. Zool. 64: 2405–2411.
- Bonter, D. N. et al. 2013. Daily foraging patterns in free-living birds: exploring the predation-starvation trade-off. - Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 280: 20123087.
- Brasnett, B. 1999. A Global Analysis of Snow Depth for Numerical Weather Prediction. - J. Appl. Meteorol. 38: 726-740.
- Brodin, A. 2001. Mass-dependent predation and metabolic expenditure in wintering birds: is there a trade-off between different forms of predation? - Anim. Behav. 62: 993–999.
- Brodin, A. 2007. Theoretical models of adaptive energy management in small wintering birds. - Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 362: 1857–1871.
- Broggi, J. et al. 2003. Seasonality in daily body mass variation in a hoarding boreal passerine. - Oecologia 137: 627–633.



- Brown, R. and Brasnett, B. 2010. Canadian Meteorological Centre (CMC) Daily Snow Depth Analysis Data, Version 1.
- Bryens, O.M. 1944. Additional Returns and Recoveries of the Snow Bunting. - *Bird-Band*. 7: 18-22.
- Carey, C. 2012. *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. - Springer Science & Business Media.
- Carey, C. and Dawson, W. R. 1999. A Search for Environmental Cues Used by Birds in Survival of Cold Winters. - In: Jr, V. N. et al. (eds), *Current Ornithology*. Current Ornithology. Springer US, pp. 1–31.
- Castro, G. et al. 1992. Ecology and Energetics of Sanderlings Migrating to Four Latitudes. - *Ecology* 73: 833–844.
- Caswell, H. 1983. Phenotypic plasticity in life-history traits: demographic effects and evolutionary consequences. - *Am. Zool.* 23: 35–46.
- Cavieres, G. and Sabat, P. 2008. Geographic variation in the response to thermal acclimation in rufous-collared sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity correlated? - *Funct. Ecol.* 22: 509–515.
- Clark, C. W. and Ekman, J. 1995. Dominant and Subordinate Fattening Strategies: A Dynamic Game. - *Oikos* 72: 205–212.
- Cooper, S. J. 2000. Seasonal energetics of mountain chickadees and juniper titmice. - *The Condor* 102: 635-644.
- Cuthill, I. C. and Houston, A. L. 1997. Managing time and energy. – In: Krebs, J. R. and Davies, N. B. (eds.), *Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific, pp. 97–120.
- Dawson, W. R. and Marsh, R. L. 1986. Winter fattening in the American Goldfinch and the possible role of temperature in its regulation. - *Physiol. Zool.* 59: 357–368.
- Deser, C. et al. 2012. Communication of the role of natural variability in future North American climate. - *Nat. Clim. Change* 2: 775–779.
- Dietz, M. W. et al. 2007. Intraspecific variation in avian pectoral muscle mass: constraints on maintaining manoeuvrability with increasing body mass. - *Funct. Ecol.* 21: 317–326.
- Dixon, K. L. 1965. Dominance-subordination relationships in Mountain Chickadees. - *The Condor* 67: 291–299.

- Dunn, E. H. 2003. Recommendations for Fat Scoring. - North Am. Bird Bander 28: 58–63.
- Easterling, D. R. et al. 2000. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. - Science 289: 2068–2074.
- Efron, B. and Tibshirani, R. J. 1994. An Introduction to the Bootstrap. - CRC Press.
- Ekman, J. B. and Hake, M. K. 1990. Monitoring starvation risk: adjustments of body reserves in greenfinches (*Carduelis chloris L.*) during periods of unpredictable foraging success. - Behav. Ecol. 1: 62–67.
- Ekman, J. B. and Lilliendahl, K. 1993. Using priority to food access: fattening strategies in dominance-structured willow tit ( *Parus montanus* ) flocks. - Behav. Ecol. 4: 232–238.
- Ficken, M. S. et al. 1990. Dominance rank and resource access in winter flocks of black-capped chickadees. - Wilson Bull.: 623–633.
- Fox, J. and Weisberg, S. 2010. An R Companion to Applied Regression. - SAGE.
- Gelman, A. 2008. Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. - Stat. Med. 27: 2865–2873.
- Gelman, A. and Su, Y.-S. 2008. R Package “arm: data analysis using regression and multilevel/hierarchical models.”
- Goławski, A. et al. 2015. Factors influencing the fat load variation in three wintering bird species under stable food access conditions. - J. Ethol. 33: 205–211.
- Gosler, A. G. 1996. Environmental and Social Determinants of Winter Fat Storage in the Great Tit *Parus major*. - J. Anim. Ecol. 65: 1–17.
- Gosler, A. G. 2002. Strategy and constraint in the winter fattening response to temperature in the great tit *Parus major*. - J. Anim. Ecol. 71: 771–779.
- Grueber, C. E. et al. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. - J. Evol. Biol. 24: 699–711.
- Guglielmo, C. G. et al. 2011. Simple, rapid, and non-invasive measurement of fat, lean, and total water masses of live birds using quantitative magnetic resonance. - J. Ornithol. 152: 75.
- Haftorn, S. 1989. Seasonal and diurnal body weight variations in titmice, based on analyses of individual birds. - Wilson Bull.: 217–235.

- Hair, J. F. 1998. Multivariate data analysis. - Prentice Hall.
- Hartzler, J. E. 1970. Winter dominance relationship in black-capped chickadees. - *Wilson Bull.*: 427–434.
- Hedenström, A. 1992. Flight performance in relation to fuel load in birds. - *J. Theor. Biol.* 158: 535–537.
- Higginson, A. D. et al. 2012. The starvation-predation trade-off predicts trends in body size, muscularity, and adiposity between and within taxa. - *Am. Nat.* 179: 338–350.
- Hogstad, O. 1987. Social rank in winter flocks of willow tits *Parus montanus*. - *Ibis* 129: 1–9.
- Houston, A. I. and McNamara, J. M. 1993. A Theoretical Investigation of the Fat Reserves and Mortality Levels of Small Birds in Winter. - *Ornis Scand.* 24: 205.
- Houston, A. I. et al. 1993. General Results concerning the Trade-Off between Gaining Energy and Avoiding Predation. - *Philos. Trans. Biol. Sci.* 341: 375–397.
- IPCC. 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In : Stocker, T.F. et al. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.
- Kaiser, A. 1993. A New Multi-Category Classification of Subcutaneous Fat Deposits of Songbirds (Una Nueva Clasificación, con Multi-categorías, para los Depósitos de Grasa en Aves Canoras). - *J. Field Ornithol.* 246–255.
- Karpouzou, H. et al. 2005. Effects of day-length and food availability on food caching, mass and fat reserves in black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*). - *Physiol. Behav.* 84: 465–469.
- Kelly, J. P. et al. 2002. Effects of weather on daily body mass regulation in wintering dunlin. - *J. Exp. Biol.* 205: 109–120.
- King, J. R. 1972. Adaptive periodic fat storage by birds. – In: Voous, K. H. (ed.), *Proc. 15th Intern. Ornithol. Congr.* Plenum Press, pp. 200–217.
- King, J. R. and Mewaldt, L. R. 1981. Variation of body weight in Gambel's white-crowned sparrows in winter and spring: latitudinal and photoperiodic correlates. - *The Auk*: 752–764.
- Knowles, R. N. 1972. Winter Weights of Slate-Colored Juncos: A Comparison of Field Studies at Two Latitudes. - *Bird-Band.* 43: 114–117.

- Koivula, K. et al. 1995. Fatness, sex and dominance; seasonal and daily body mass changes in willow tits. - J. Avian Biol. - 26: 209-216.
- Krams, I. et al. 2010. Fattening strategies of wintering great tits support the optimal body mass hypothesis under conditions of extremely low ambient temperature. - Funct. Ecol. 24: 172–177.
- Krementz, D. G. and Pendleton, G. W. 1990. Fat Scoring: Sources of Variability. - The Condor 92: 500–507.
- Lefcheck, J. S. 2016. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. - Methods Ecol. Evol. 7: 573–579.
- Legendre, P. and Legendre, L. F. J. 1998. Numerical Ecology. - Elsevier Science.
- Lehikoinen, E. 1987. Seasonality of the Daily Weight Cycle in Wintering Passerines and Its Consequences. - Ornis Scand. Scand. J. Ornithol. 18: 216–226.
- Lessells, C. M. and Boag, P. T. 1987. Unrepeatable Repeatabilities: A Common Mistake. - The Auk 104: 116–121.
- Lewden, A. et al. 2012. Dominant black-capped chickadees pay no maintenance energy costs for their wintering status and are not better at enduring cold than subordinate individuals. - J. Comp. Physiol. B. 182:381-92.
- Liknes, E. T. and Swanson, D. L. 2011a. Phenotypic flexibility of body composition associated with seasonal acclimatization in passerine birds. - J. Therm. Biol. 36: 363–370.
- Lilliendahl, K. 1997. The effect of predator presence on body mass in captive greenfinches. - Anim. Behav. 53: 75–81.
- Lima, S. L. 1986. Predation Risk and Unpredictable Feeding Conditions: Determinants of Body Mass in Birds. - Ecology 67: 377–385.
- Liu, J. and Li, M. 2005. Phenotypic flexibility of metabolic rate and organ masses among tree sparrows *Passer montanus* in seasonal acclimatization. - Dong Wu Xue BaoActa Zool. Sin. 52: 469–477.
- Lyon, B. and Montgomerie, R. 2011. Snow Bunting (*Plectrophenax nivalis*) (A Poole and F Gill, Eds.). - Birds N. Am. Online in press.
- Macdonald, C. A. et al. 2015. Cold tolerance, and not earlier arrival on breeding grounds, explains why males winter further north in an Arctic-breeding songbird. - J. Avian Biol. 47: 7-15.

- Macleod, R. et al. 2005. Body mass change strategies in blackbirds *Turdus merula*: the starvation–predation risk trade-off. - J. Anim. Ecol. 74: 292–302.
- Mandin, C. and Vézina, F. 2012. Daily variation in markers of nutritional condition in wintering Black-capped Chickadees *Poecile atricapillus*. - Ibis 154: 791–802.
- McKinnon, E. A. et al. 2016. Spring and fall migration phenology of an Arctic-breeding passerine. - J. Ornithol. 157: 1–13.
- McKinnon, E. A. et al. 2017. Abiotic drivers of winter movements in a cold-adapted songbird. Annual Meeting of the Canadian Society of Zoologists - Société Canadienne de Zoologie. University of Manitoba, Winnipeg.
- McNamara, J. M. and Houston, A. I. 1990. The value of fat reserves and the tradeoff between starvation and predation. - Acta Biotheor. 38: 37–61.
- Metcalf, N. B. and Ure, S. E. 1995. Diurnal Variation in Flight Performance and Hence Potential Predation Risk in Small Birds. - Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 261: 395–400.
- Neter, J. et al. 1989. Applied linear regression models. - Irwin.
- Newton, I. 1969. Winter Fattening in the Bullfinch. - Physiol. Zool. 42: 96–107.
- Nolan, V. and Ketterson, E. D. 1983. An analysis of body mass, wing length, and visible fat deposits of Dark-eyed Juncos wintering at different latitudes. - Wilson Bull.: 603–620.
- Petit, M. et al. 2013. Intra-Seasonal Flexibility in Avian Metabolic Performance Highlights the Uncoupling of Basal Metabolic Rate and Thermogenic Capacity (AJ Munn, Ed.). - PLoS ONE 8: e68292.
- Petit, M. et al. 2014. How does flexibility in body composition relate to seasonal changes in metabolic performance in a small passerine wintering at northern latitude? - Physiol. Biochem. Zool. 87: 539–549.
- Polo, V. et al. 2007. The effects of latitude and day length on fattening strategies of wintering coal tits *Periparus ater* : a field study and aviary experiment. - J. Anim. Ecol. 76: 866–872.
- Pravosudov, V. V. and Grubb, T. C. 1997. Energy Management in Passerine Birds during the Nonbreeding Season. - In: Nolan, V. et al. (eds), Current Ornithology. Springer US, pp. 189–234.

- Pravosudov, V. V. et al. 1999. Social dominance and energy reserves in wintering woodland birds. - *The Condor* 880–884.
- Pyle, P. 1997. Identification Guide to North American Birds. Part 1. Slate Creek Press: Bolinas.
- Raudenbush, S. W. and Bryk, A. S. 2001. Hierarchical Linear Models: Applications and Data Analysis Methods. - SAGE Publications, Inc.
- Rogers, C. M. 1987. Predation Risk and Fasting Capacity: Do Wintering Birds Maintain Optimal Body Mass? - *Ecology* 68: 1051–1061.
- Rogers, C. M. 1991. An Evaluation of the Method of Estimating Body Fat in Birds by Quantifying Visible Subcutaneous Fat (Una Evaluación del Método para Estimar la Cantidad de Grasa en Aves, Mediante la Cuantificación de la Grasa Subcutanea Visible). - *J. Field Ornithol.* 62: 349–356.
- Rogers, C. M. 1994. Winter fattening in the Dark-eyed Junco: Plasticity and possible interaction with migration trade-offs. - *Oecologia* 97: 526–532.
- Rogers, C. M. and Reed, A. K. 2003. Does avian winter fat storage integrate temperature and resource conditions? A long-term study. - *J. Avian Biol.* 34: 112–118.
- Sabine, W. S. 1949. Dominance in winter flocks of juncos and tree sparrows. - *Physiol. Zool.* 22: 64–85.
- Scholander, P. F. et al. 1950. Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. - *Biol. Bull.* 99: 259–271.
- Smith, R. D. and Metcalfe, N. B. 1994. Age, sex and prior site experience have independent effects on the foraging success of wintering snow buntings. - *Behaviour* 129: 99–111.
- Smith, R. D. and Metcalfe, N. B. 1997. Diurnal, seasonal and altitudinal variation in energy reserves of wintering Snow Buntings. - *J. Avian Biol.* 216–222.
- Smith, R. D. and Metcalfe, N. B. 1997. Why does dominance decline with age in wintering snow buntings? - *Anim. Behav.* 53: 313–322.
- Stokke, B. G. et al. 2008. Predictors of resistance to brood parasitism within and among reed warbler populations. - *Behav. Ecol.* 19: 612–620.

- Swanson, D. L. and Vézina, F. 2015. Environmental, ecological and mechanistic drivers of avian seasonal metabolic flexibility in response to cold winters. - J. Ornithol. 156: 377-388.
- Turcotte, Y. and Desrochers, A. 2008. Forest fragmentation and body condition in wintering black-capped chickadees. - Can. J. Zool. 86: 572-581.
- Verhulst, S. and Hogstad, O. 1996. Social dominance and energy reserves in flocks of Willow Tits. - J. Avian Biol. - 27: 203-208.
- Vincent, J. and Bédard, J. 1976. Fat reserves in snow buntings. - Can. J. Zool. 54: 1051-1063.
- Voous, K. H. 1973. Proceedings of the XVth International Ornithological Congress, The Hague, The Netherlands, 30 August - 5 September 1970. - Brill Archive.
- Waite, T. A. 1992. Winter fattening in gray jays: seasonal, diurnal and climatic correlates. - Ornis Scand.: 499-503.
- Williams, C. M. et al. 2015. Cold truths: how winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. - Biol. Rev. 90: 214-235.
- Witter, M. S. and Cuthill, I. C. 1993. The ecological costs of avian fat storage. - Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. - 340: 73-92.
- Witter, M. S. et al. 1994. Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the European starling, *Sturnus vulgaris*. - Anim. Behav. 48: 201-222.
- Wood, M. 2004. Statistical inference using bootstrap confidence intervals. - Significance 1: 180-182.
- Zheng, W.-H. et al. 2008. Seasonal acclimatization of metabolism in Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*). - Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. 151: 519-525.

## 1.10 TABLE

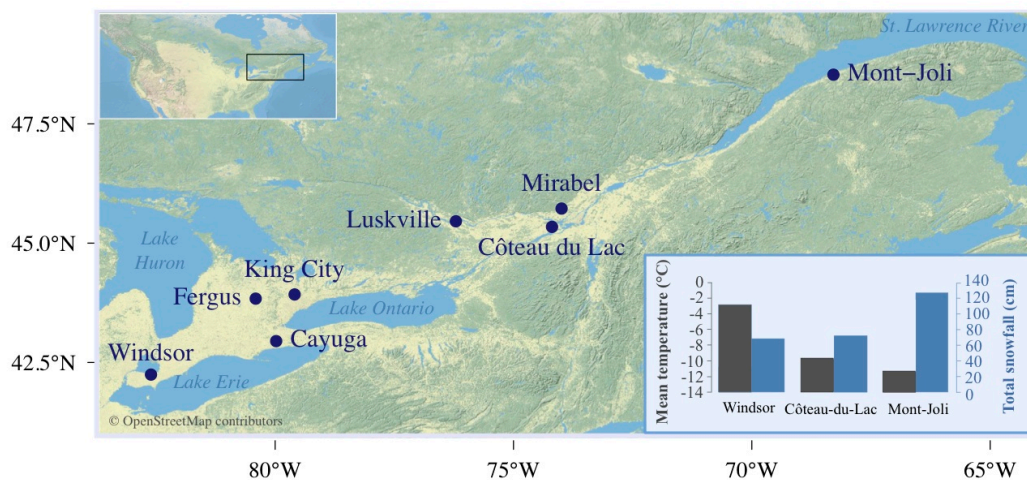
**Table 1:** Statistics for the four retained models for analyses on daily variation of energy reserves in snow buntings. Marginal  $R^2$  is associated with fixed effects, while the conditional  $R^2$  includes both fixed and random effects.

Models	$R^2$ Marginal	$R^2$ Conditional	AIC	AIC null	Random effect variance station   year	Residual
<b>Rfat</b>	0.037	0.363	32456	33081	0.458   0.094	1.0773
<b>Rfat3</b> *	0.030	0.351	32572	33081	0.442   0.097	1.0891
<b>Rmass</b>	0.027	0.153	49171	49711	0.661   0.064	4.8509
<b>Rmass3</b> *	0.023	0.149	49255	49711	0.668   0.054	4.8904

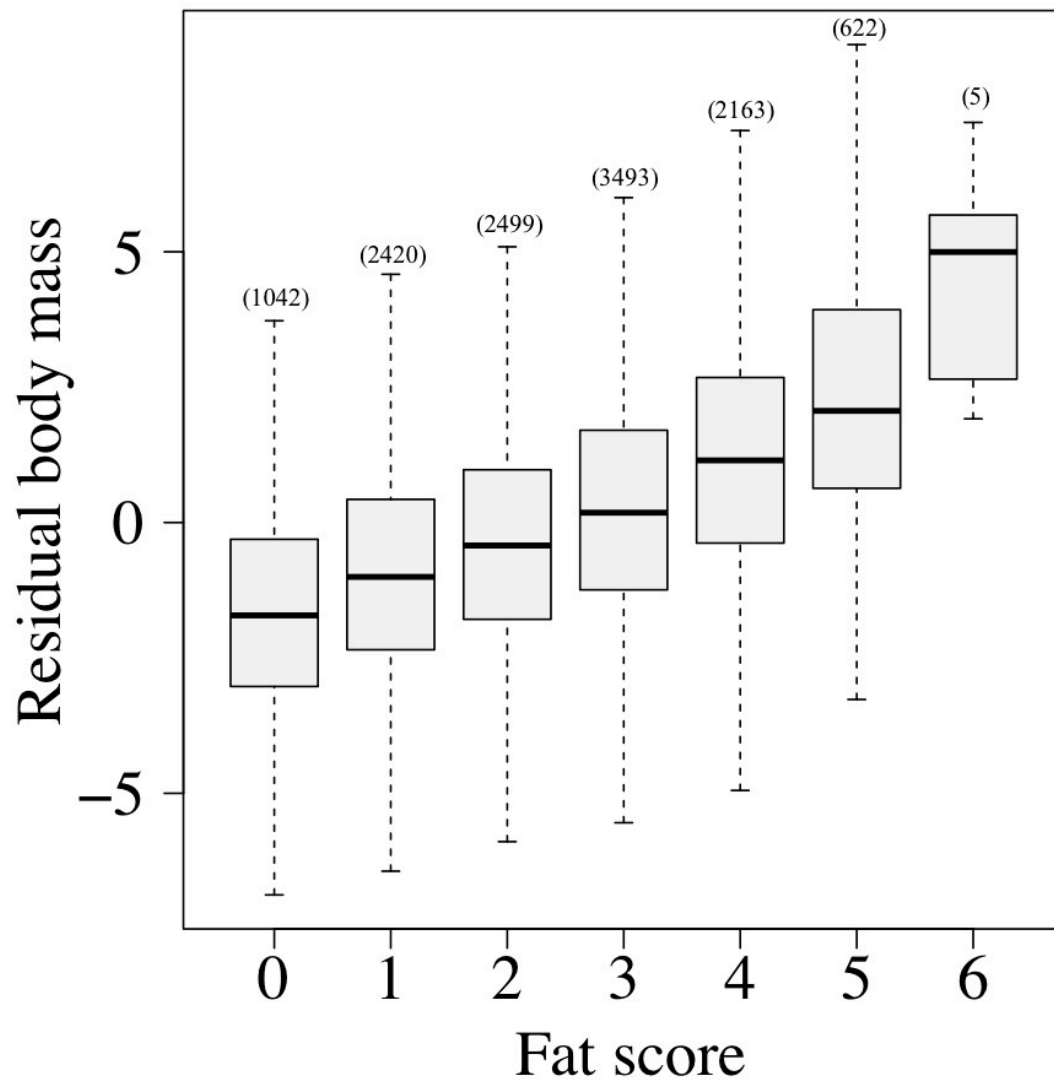
\* Models using weather data averaged on the three days preceding capture



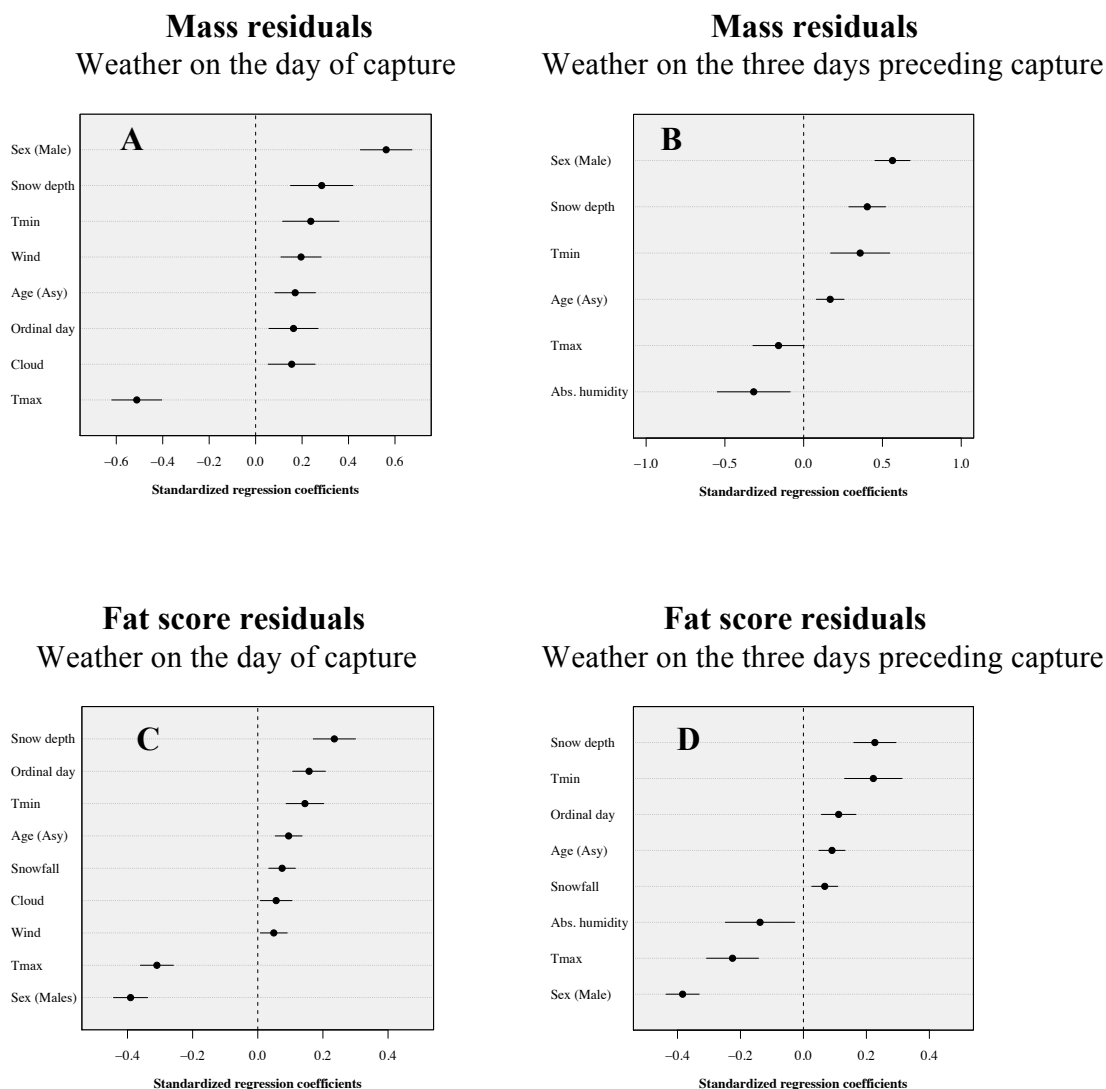
## 1.11 FIGURES



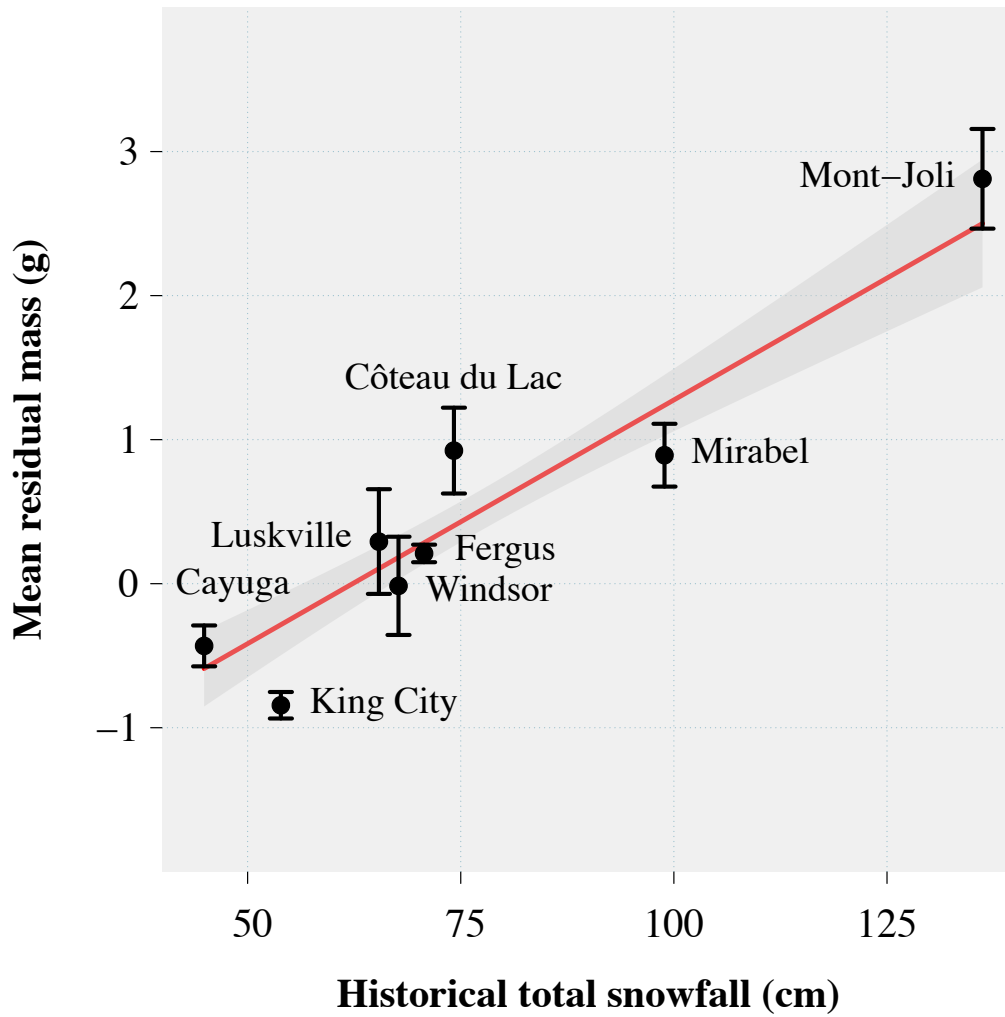
**Figure 1:** Extent of study area with banding locations included in the analyses. Thirty year climate normals for the period 1981-2010 (mean total January and February snowfall and temperatures) at three of the locations are shown, highlighting the presence of a gradient of climate harshness across locations of the study area.



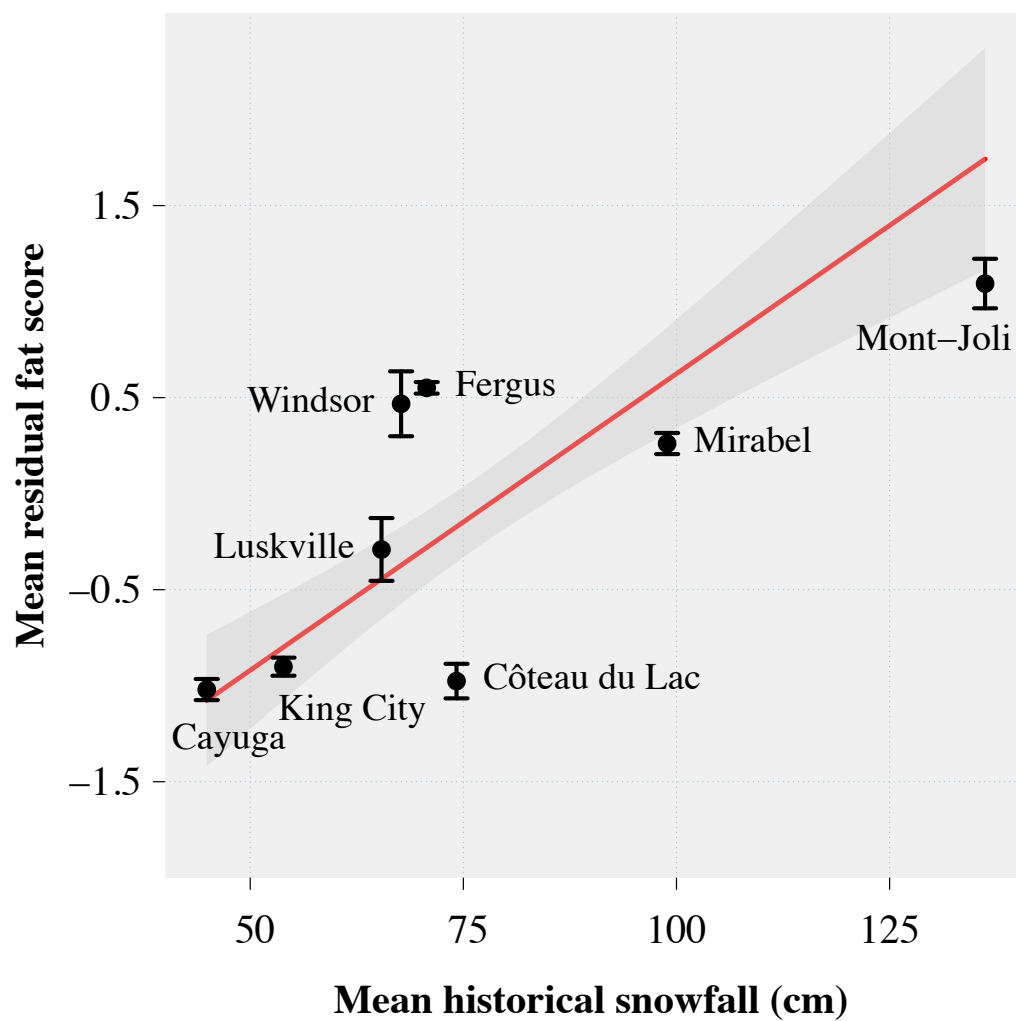
**Figure 2:** Relationship between snow bunting fat score and residual mass. Midline in the boxes show median value of each group, with the upper and lower limits of the boxes being the third and first quartile (75th and 25th percentile) respectively. Dashed arrows extending out of the boxes represent the minimum and maximum values that do not exceed 1.5 times the interquartile range from the middle 50% of the data.



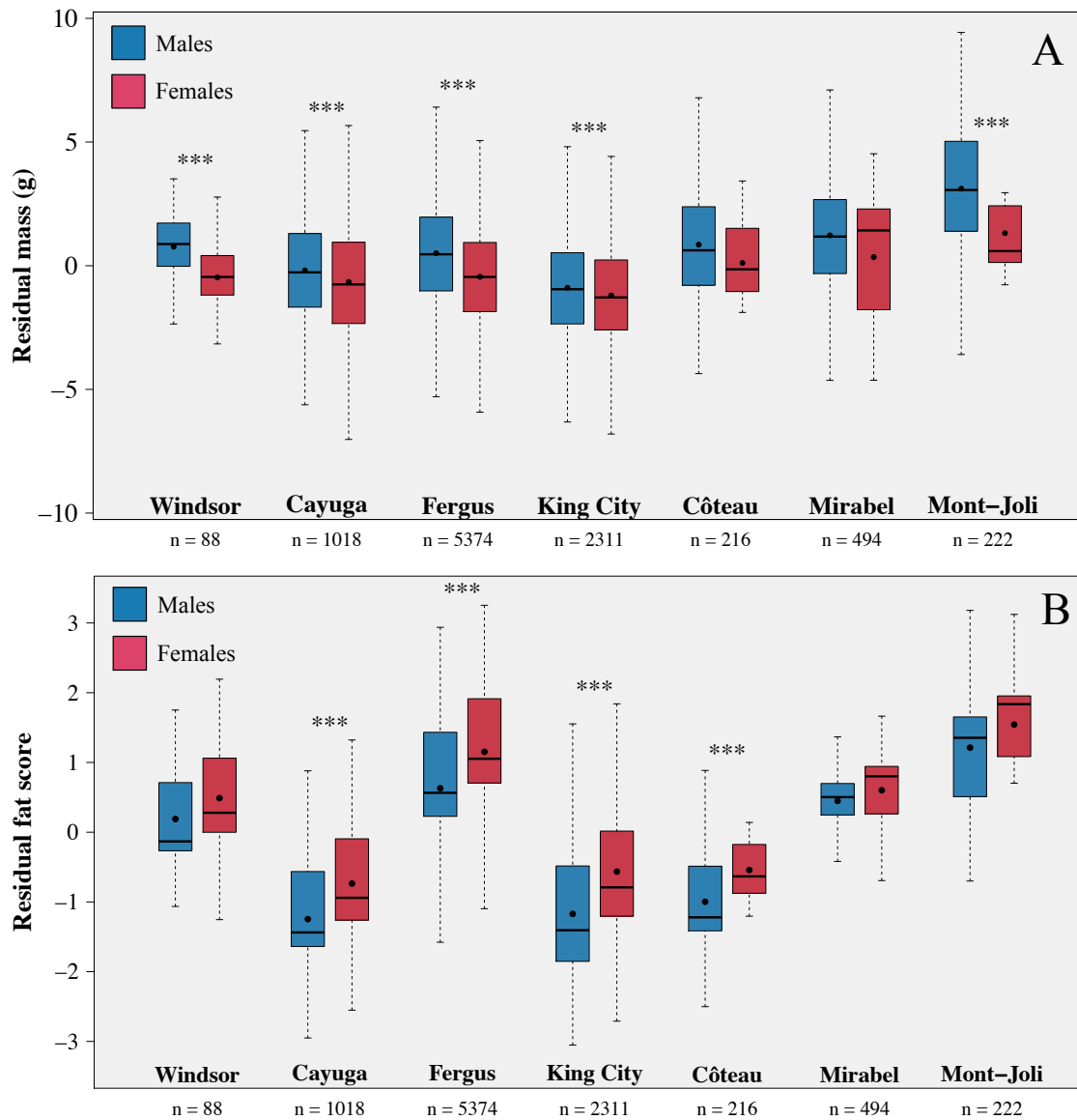
**Figure 3:** Standardized regression coefficients of parameters retained in the selected models for the analyses of daily variation in winter energy reserves in snow buntings. Upper panels show results for the best model (models with lowest AIC among models falling within  $\Delta AIC < 2$ ) of residual mass as a function of variables on the day of capture (A) and as a function of mean average of variables on the 3 days preceding capture (B). Bottom panels show results for the best model examining residual fat score as a function of variables on the day of capture (C) and as a function of mean average of variables on the 3 days preceding capture (D). Bars represent the 95 % confidence interval of the coefficients. Variables whose error bars include 0 are considered not significant.



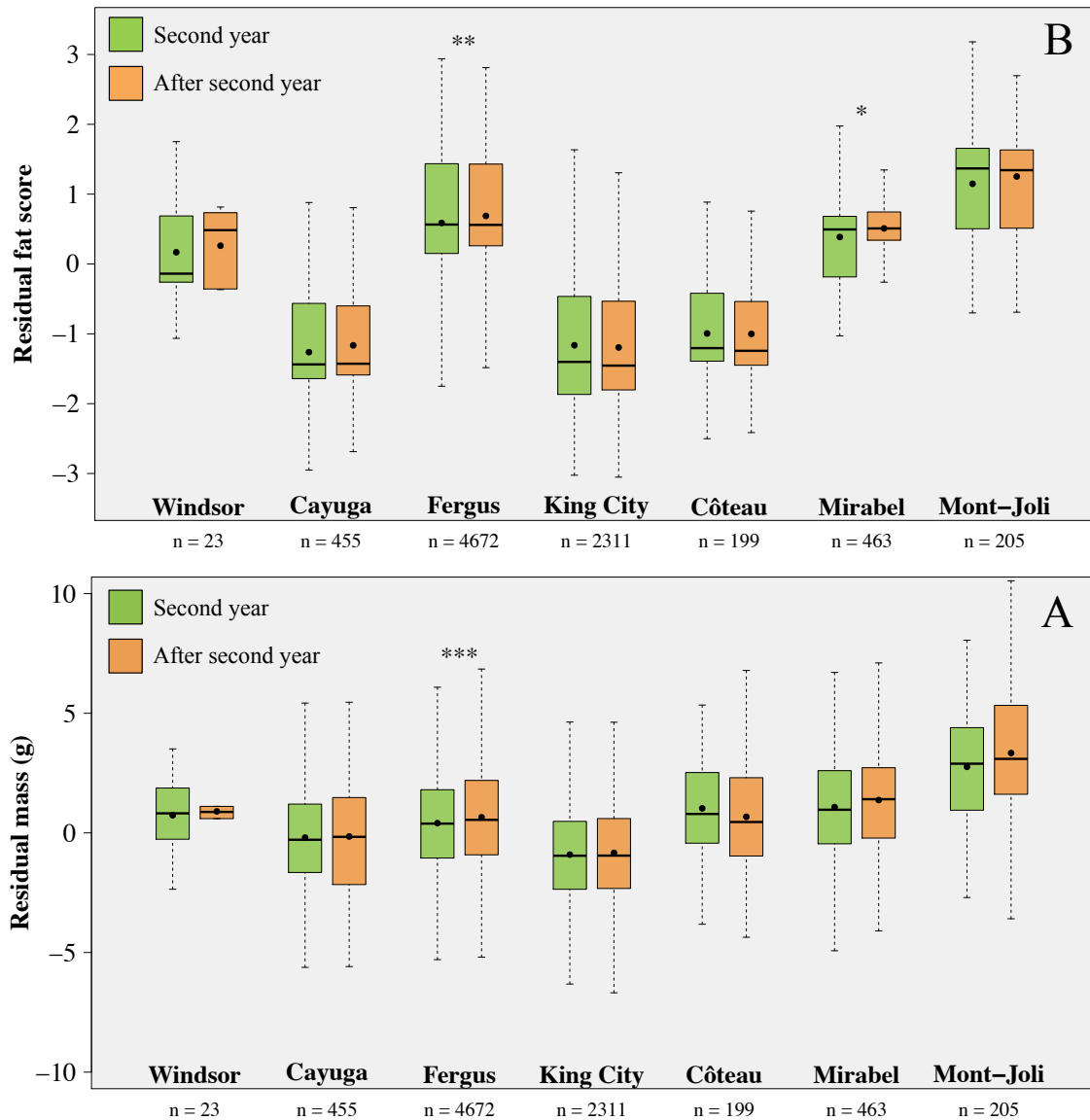
**Figure 4:** Mean body mass<sup>R</sup> of snow buntings per location as a function of historical mean total January and February snowfall (30 year monthly climate normals for the period 1981-2010). Bars represent the 97.5 confidence interval.



**Figure 5:** Mean fat score<sup>R</sup> of snow buntings per location as a function of historical mean total January and February snowfall (30 year monthly climate normals for the period 1981-2010). Bars represent the 97.5 confidence interval.



**Figure 6:** Differences in A) mean body mass<sup>R</sup> and B) mean fat score<sup>R</sup> of snow buntings between sex classes and within banding locations. Test results compare differences between sexes within locations and do not compare sites. Black lines in the boxes show the median value of each group, with the upper and lower limits of the boxes being the third and first quartile (75th and 25th percentile) respectively. Dashed arrows extending out of the boxes represent the minimum and maximum values that do not exceed 1.5 times the interquartile range from the middle 50% of the data. Black dots within boxplots show the mean values for each sex class and \* on top represent level of significance of t-test results. ( $p < 0.05 = *$ ,  $p < 0.01 = **$ ,  $p < 0.001 = ***$ ).



**Figure 7:** Differences in A) mean body mass<sup>R</sup> and B) mean fat score<sup>R</sup> of snow buntings between age classes and within banding locations. Test results compare differences between sexes within locations and do not compare sites. Black lines in the boxes show the median value of each group, with the upper and lower limits of the boxes being the third and first quartile (75th and 25th percentile) respectively. Dashed arrows extending out of the boxes represent the minimum and maximum values that do not exceed 1.5 times the interquartile range from the middle 50% of the data. Black dots within boxplots show the mean values for each age class and \* on top represent level of significance of t-test results. ( $p < 0.05 = *$ ,  $p < 0.01 = **$ ,  $p < 0.001 = ***$ ).

## 1.12 SUPPLEMENTAL MATERIAL

**Table S-1:** Fixed-effect parameters included in the full model for the analyses of daily variation in winter fat reserves in snow buntings

Variables	Description
Wind speed	Speed of maximal gust (km/h)
Minimal temperatures	Daily minimal temperature (°C)
Maximal temperatures	Daily maximal temperature (°C)
Snow depth (cm)	Daily snow depth (cm)
Snowfall (cm)	Daily accumulation of snowfall (cm)
Cloud cover*	Daily average of cloud opacity (scale 0-10: 0 = no cloud, 10 = completely covered)
Absolute humidity*	Absolute amount of humidity in the air (g/m <sup>3</sup> )
Ordinal day	Day of capture. Day 1 is the first day of capture in the dataset (December 20th) and the last day is the end of wintering period (March 15th)
Sex	(Male / Female)
Age	Second year (SY) / After second year (ASY)

\* Variables excluded from equation in the models using weather on the three day preceding capture due to missing data.



**Table S-2:** Statistics by location for bootstrap two sample t-test for differences in a) body mass<sup>R</sup> and b) fat score<sup>R</sup> among sex classes in snow buntings

**a) Body mass<sup>R</sup>**

<b>Stations</b>	<b>t-value</b>	<b>df</b>	<b>p-value</b>	<b>n</b>
<b>Cayuga</b>	-3.349	1003.70	< 0.005	1018
<b>Côteau</b>	-1.224	18.49	0.237	216
<b>Fergus</b>	-11.085	969.62	< 0.005	5374
<b>King City</b>	-3.350	2089.20	< 0.005	2311
<b>Mirabel</b>	-1.794	33.71	0.082	494
<b>Mont-Joli</b>	-3.821	21.74	< 0.005	222
<b>Windsor</b>	-3.645	46.02	< 0.005	88

**b) Fat score<sup>R</sup>**

<b>Stations</b>	<b>t-value</b>	<b>df</b>	<b>p-value</b>	<b>n</b>
<b>Cayuga</b>	9.754	1010.30	< 0.005	1018
<b>Côteau</b>	4.145	25.36	< 0.005	216
<b>Fergus</b>	11.608	900.89	< 0.005	5374
<b>King City</b>	13.752	2094.60	< 0.005	2311
<b>Mirabel</b>	1.536	35.68	0.133	494
<b>Mont-Joli</b>	1.388	18.62	0.181	222
<b>Windsor</b>	1.687	45.17	0.099	88

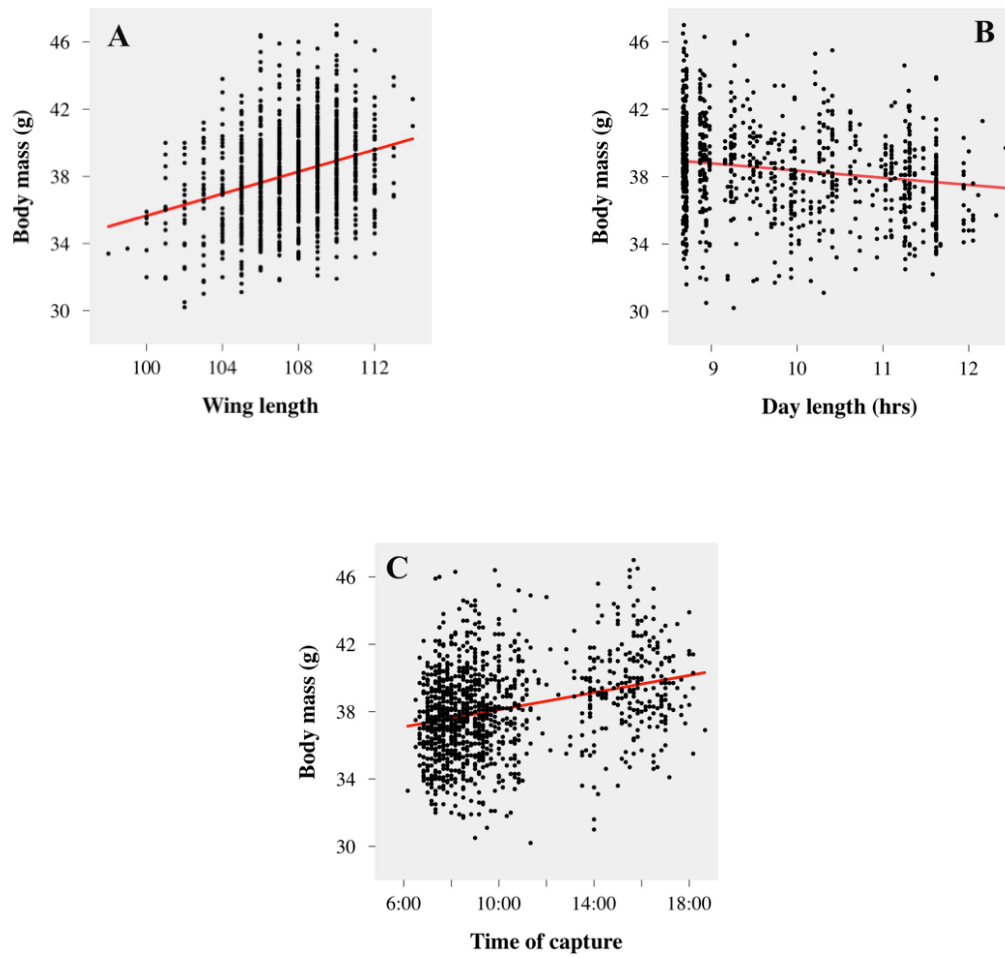
**Table S-3:** Statistics by location for bootstrap two sample t-test for differences in a) body mass<sup>R</sup> and b) fat score<sup>R</sup> among age classes in snow buntings

**a) Body mass<sup>R</sup>**

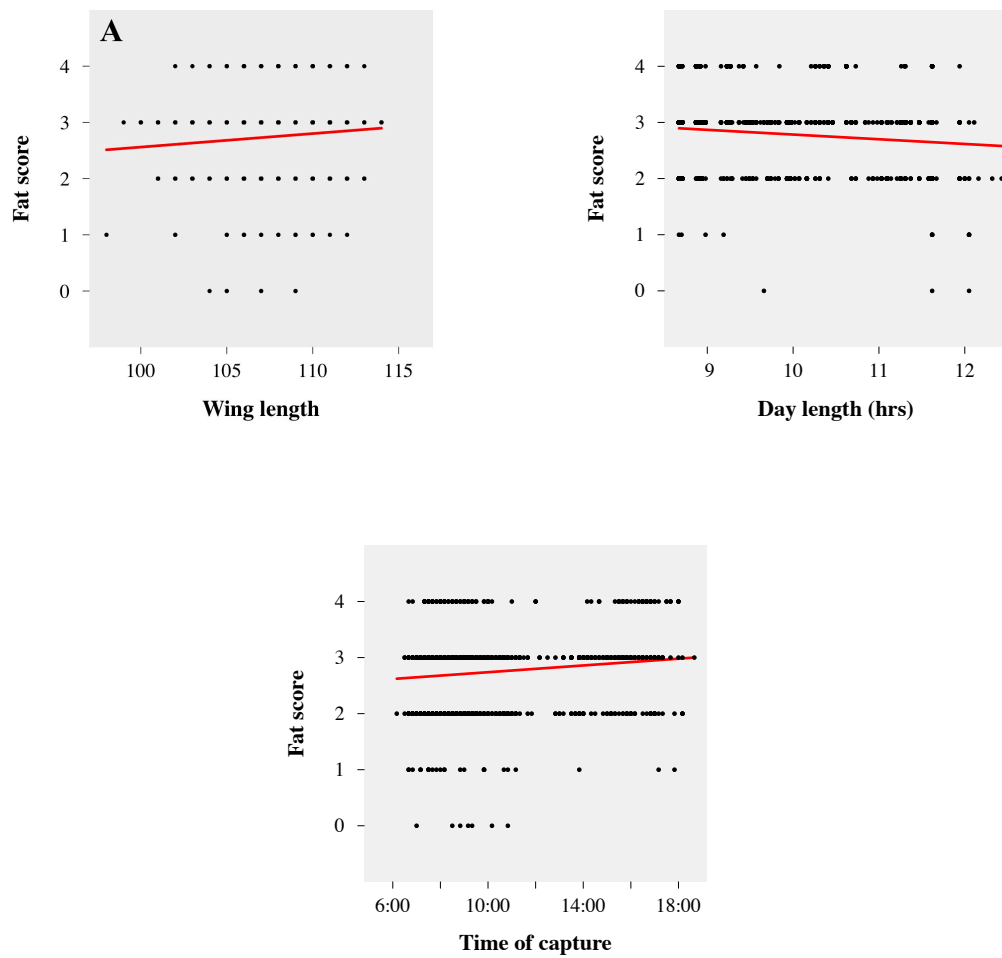
<b>Stations</b>	<b>t-value</b>	<b>df</b>	<b>p-value</b>	<b>n</b>
<b>Cayuga</b>	-0.160	96.03	0.873	455
<b>Côteau</b>	1.105	191.48	0.271	199
<b>Fergus</b>	-3.560	3978.00	< 0.005	4672
<b>King City</b>	-0.538	624.31	0.591	1355
<b>Mirabel</b>	-1.261	460.55	0.207	463
<b>Mont-Joli</b>	-1.636	184.38	0.103	205
<b>Windsor</b>	-0.323	11.952	0.752	23

**b) Fat score<sup>R</sup>**

<b>Stations</b>	<b>t-value</b>	<b>df</b>	<b>p-value</b>	<b>n</b>
<b>Cayuga</b>	-1.060	110.88	0.291	455
<b>Côteau</b>	0.061	196.52	0.951	199
<b>Fergus</b>	-3.210	4256.90	0.001	4672
<b>King City</b>	0.483	634.87	0.629	1355
<b>Mirabel</b>	-2.150	458.62	0.031	463
<b>Mont-Joli</b>	-0.800	168.01	0.429	205
<b>Windsor</b>	-0.300	8.02	0.773	23



**Figure S-1:** Snow bunting body mass increases with wing length (A), decreases with day length (B) and increases with time of capture (C). Data plotted are from one banding location only to simplify visualisation.



**Figure S-2:** Snow bunting fat score increases with wing length (A), decreases with day length (B) and increases with time of capture (C). Data plotted are from one banding location only to simplify visualisation.

## **CONCLUSION GENERALE**

L'hiver en milieu nordique est une période exigeante pour les passereaux de petites tailles: les températures froides forcent les oiseaux à augmenter leurs dépenses d'énergie pour la thermogenèse et l'accès aux ressources alimentaires est limité (Chappell 1980, Cooper 2000, Swanson 2010). Pour faire face à ces contraintes, plusieurs espèces ont recours, comme stratégie d'acclimatation hivernale, à l'augmentation journalière et saisonnière de leurs réserves énergétiques sous forme lipidique. Cette étude visait à examiner l'influence synergique de plusieurs facteurs environnementaux (météorologiques, climatiques et sociaux) sur la régulation de l'engraissement chez une espèce migratrice hivernant sous les hautes latitudes: le plectrophane des neiges.

### **Contributions majeures de l'étude**

Nos résultats montrent qu'une fois que les effets de la taille corporelle, de l'heure de capture et de la durée du jour sont pris en compte, le plectrophane des neiges ajuste précisément la taille de ses réserves énergétiques pendant l'hiver en fonction des variations météorologiques quotidiennes. Plus particulièrement, l'épaisseur de neige et les températures maximales journalières expliquent une grande part de la variabilité dans l'accumulation des réserves énergétiques. Ainsi, les oiseaux accumulent plus de réserves lors des journées où la météo est plus sévère (p. ex. fortes accumulations de neige, températures maximales basses); une stratégie qui leur permet de faire face aux conditions plus exigeantes sur le plan énergétique (Lehikoinen 1987). Nous avons cependant trouvé un effet négatif des températures minimales sur la taille des réserves. Ce résultat indique que les oiseaux étaient probablement contraints dans leur capacité à s'engraisser pendant les journées les plus froides, possiblement parce qu'ils utilisaient leurs réserves plus

rapidement lors de ces journées. Ces résultats concordent avec des études précédentes où des espèces aviaires ont subi une baisse de masse corporelle et de réserves énergétiques suite à de fortes tempêtes ou à des vagues de froid (Davidson et Evans 1982, Bacon et Coleman 1986, Gosler 2002, Mandin et Vézina 2012). Ainsi, nos résultats font valoir l'importance de considérer à la fois les températures maximales et minimales dans les études sur la gestion des réserves puisque ces deux variables ne semblent pas exercer la même influence sur le budget énergétique des oiseaux.

Nous avons également démontré que la masse corporelle et l'indice de gras sous-cutané moyen des individus étaient plus élevés aux sites d'hivernage où les précipitations sous forme de neige étaient plus importantes historiquement. Étonnamment, les moyennes historiques de température n'étaient pas corrélées avec les réserves énergétiques des oiseaux. Sur une échelle à long-terme, les précipitations sous forme de neige (et non les températures) conditionneraient donc la variation géographique des réserves énergétiques chez le plectrophane des neiges. Ainsi, les individus hivernant dans les sites plus neigeux semblent nécessiter un niveau optimal plus élevé de réserves énergétiques pour survivre étant donné le risque de famine plus important quand les conditions climatiques sont plus rigoureuses et imprévisibles (couverture neigeuse restreignant l'accès aux ressources) (Kelly et al. 2002). À l'inverse, dans les sites où les conditions climatiques sont plus clémentes, les oiseaux semblent minimiser l'accumulation de réserves superflues, possiblement afin de réduire les risques de prédation associés à une masse plus élevée (Lima 1986). Alternativement, l'accumulation de réserves additionnelles dans les régions climatiques plus sévères pourrait être un avantage adaptatif permettant aux individus de se déplacer vers des régions plus favorables si les conditions se détériorent (Evans 1976, Warnock et al. 1995). En effet, même si chez le plectrophane des neiges, certains individus démontrent une grande fidélité intrasaisonnière à un site d'hivernage (CSBN, données non publiées), d'autres peuvent effectuer de petits mouvements locaux (< 50 km) ou encore des mouvements de plus longues distances pendant l'hiver (jusqu'à 1000 km) (Bryens 1944, Smith 1994).

Nos analyses suggèrent que l'environnement social a un effet régulateur sur la gestion hivernale des réserves énergétiques du plectrophane des neiges. En effet, pour un emplacement géographique donné, les femelles (sexe subordonné) avaient plus de réserves en moyenne que les mâles (sexe dominant) relativement à leur taille structurelle. Cette observation concorde avec les résultats de plusieurs autres études qui ont révélé que les individus dominants avaient moins de réserves que les individus subordonnés (Gentle et Gosler 2001, Krams et al. 2010, Hogstad et Overskaug 2013). Par ailleurs, le grand nombre de sites pris en compte dans notre étude démontre que ce patron est particulièrement évident chez le plectrophane des neiges. En effet, la même différence intersexuelle est observée dans la totalité des stations prises en compte dans notre aire d'étude (sept stations). Ces résultats suggèrent que les femelles, étant subordonnées, ont un accès aux ressources plus imprévisible que les mâles, ce qui les forcent à augmenter leur marge de sécurité contre la famine en s'engraissant davantage que ces derniers (Higginson et al. 2012). De plus, étant donnée la plus petite taille structurelle des femelles, ces réserves additionnelles sont possiblement nécessaires pour supporter leur plus grand taux métabolique spécifique.

Nos résultats indiquent de plus que même si les mâles avaient moins de réserves que les femelles en moyenne pour une taille structurelle donnée, ils avaient tout de même une masse corporelle plus élevée. Cette observation suggère donc que la répartition des composantes corporelles diffèrent entre les sexes chez cette espèce. Ainsi, la masse corporelle plus élevée des mâles pourraient possiblement être causée par une musculature squelettique plus développée ou des organes internes de plus grande taille, ce qui est le cas chez d'autres espèces de passereaux (Liknes et Swanson 2011).

Finalement, nos résultats ont montré que la météo était un meilleur prédicteur pour les variations quotidiennes de l'indice visuel de gras sous-cutané que pour les variations de masse corporelle totale. Il appert donc que l'indice de gras est un meilleur indicateur de la taille des réserves énergétiques que la masse totale corrigée par la taille chez les petits passereaux. Ceci est probablement dû au fait que l'indice de gras est une estimation visuelle

directe de la quantité de réserves accumulée sous la peau, tandis que la masse totale inclut d'autres composantes corporelles (c.-à-d. les organes ou les muscles) qui sont susceptibles de varier sur une autre échelle de temps que les réserves lipidiques (c.-à-d. à l'échelle saisonnière; (Zheng et al. 2008, Petit et al. 2014). À la lumière de ces résultats, nous soulignons donc l'importance de considérer ces deux variables dans les études sur l'engraissement hivernal des passereaux.

### **Contributions originales de l'étude**

*Contribution à l'élargissement des connaissances sur l'engraissement chez une espèce hivernant dans un climat hivernal rigoureux*

Dans cette étude, nous avons analysé des données provenant de sites caractérisés par un climat hivernal relativement sévère (voir Fig. 1), alors que la grande majorité des études sur l'engraissement hivernal des passereaux ont été conduites dans des environnements hivernaux relativement cléments avec peu d'accumulation de neige et/ou la présence de courants marins modèrent fortement les températures malgré une latitude élevée (Evans 1969, Newton 1969, Blem et Shelor 1986, Lehikoinen 1987, Haftorn 1989, Pilastro et al. 1995, Gosler 1996).

*Contribution à l'élargissement des connaissances sur l'écologie d'une espèce en déclin nichant dans l'Arctique*

Les oiseaux qui se reproduisent dans l'Arctique sont relativement peu étudiés en Amérique du Nord et plusieurs de ces espèces semblent subir un déclin important, en particulier les oiseaux de rivage et les oiseaux terrestres (NABCI 2012). Selon un suivi hivernal à long-terme (Recensement des Oiseaux de Noël), les populations de plectrophanes des neiges auraient subi un déclin de 64% à l'échelle de l'Amérique du Nord au cours des dernières décennies. Par ailleurs, les facteurs ayant contribué à ce déclin demeurent à ce jour inconnus. Il est donc urgent d'élargir nos connaissances sur cette



espèce, notamment au vu des changements de climat et d'habitat à grande échelle qui sont en cours dans les hautes latitudes (Cox 2010). En comprenant mieux l'écologie de l'espèce, il devient possible de prédire comment celle-ci pourrait s'adapter face à de futurs facteurs de stress environnementaux et ainsi mieux orienter les efforts de conservation.

*La science citoyenne: un outil pour la recherche en écologie*

Le projet de science collaborative CSBN a été mis sur pied en 2009 en vue d'élargir les connaissances sur l'écologie hivernale du plectrophane des neiges. Ce projet a permis la collecte d'une quantité importante de données sur l'espèce selon un protocole standardisé. Un des grands avantages des projets de science citoyenne comme le CSBN est que ceux-ci permettent la collecte d'une importante quantité de données sur une grande échelle spatiale et ce, à faible coût (Dickinson et al. 2010). Ainsi, il faut apprécier la grande taille d'échantillon et la couverture spatiale de notre étude. De plus, les efforts soutenus des participants du CSBN au cours des hivers ont permis la collecte de données à fine échelle temporelle pendant la saison. La quantité d'informations récoltées par les participants pour chaque individu capturé est aussi appréciable et cela a permis de considérer dans nos analyses certaines variables susceptibles d'induire un biais dans nos interprétations (p. ex. l'heure de capture, la taille structurelle de l'oiseau donnée par la longueur d'aile, etc.). En outre, nous avons pu dresser un portrait complet de l'influence de plusieurs facteurs environnementaux sur les stratégies de gestion énergétique, alors que la plupart des autres études se sont limitées à examiner l'influence individuelle de ces facteurs sur l'engraissement.

## **Limites de l'étude et perspectives futures**

### *Limitations principales de l'étude*

Une des limitations de notre étude est qu'il demeure impossible de déterminer si la corrélation des réserves énergétiques avec les tendances historiques de précipitations sous forme de neige est causée par des facteurs évolutifs ou si celle-ci témoigne de la flexibilité phénotypique de l'espèce. Les résultats obtenus dans notre étude semblent en effet supporter ces deux hypothèses. Malheureusement, un nombre important de données météorologiques (moyennes mensuelles) et climatiques (moyenne historique attendue pour une journée donnée) était manquante pour plusieurs sites de l'aire d'étude. Cette limitation a empêché de déterminer, dans une même analyse statistique, si les réserves énergétiques sont mieux corrélées avec la météo à court-terme ou avec les moyennes climatiques historiques.

Bien que notre étude offre des pistes de réflexion importantes quant aux mécanismes sous-jacents à l'engraissement des passereaux, celle-ci se limite à l'interprétation de corrélations. Une prochaine étape pourrait donc être le déplacement expérimental de groupes de plectrophanes des neiges provenant de différents sites d'hivernage et divergeant dans la taille de leurs réserves (p. ex. Rogers 1993). Advenant que les groupes d'oiseaux s'ajustent de manière égale aux conditions du site dans lequel ils sont déplacés, ceci supporterait l'hypothèse que la variation géographique est plutôt due à la capacité de l'espèce à ajuster son phénotype en fonction des conditions locales à court-terme.

### *Perspectives de l'étude dans un contexte de changements climatiques*

Les projections climatiques futures incluent une hausse de l'amplitude et de la fréquence des événements climatiques extrêmes sous les hautes latitudes (p.ex. fluctuations rapides de température, pluie verglaçante; Easterling et al. 2000; IPCC 2013). Notre étude a mis en lumière que le plectrophane des neiges démontre un certain degré de flexibilité phénotypique au niveau de l'optimisation de ses réserves énergétiques en hiver. Cette capacité d'ajustement pourrait donc s'avérer être un mécanisme d'adaptation permettant à

l'espèce de se maintenir dans son aire actuelle d'hivernage malgré les bouleversements climatiques annoncés. Il demeure cependant difficile d'évaluer si la vitesse d'ajustement physiologique des oiseaux sera assez rapide pour suivre l'amplitude des changements. En effet, afin de réellement prédire la capacité d'adaptation de l'espèce aux changements climatiques, il faudrait mesurer directement son degré de flexibilité. Par exemple, il pourrait être pertinent de déterminer si la vitesse d'ajustement diffère entre les sexes ou entre des individus provenant de différents sites d'hivernage.

En plus d'une hausse de l'amplitude et de la fréquence des événements météorologiques extrêmes, les modèles climatiques projettent aussi des hivers plus chauds et moins neigeux dans plusieurs régions d'Amérique du Nord (Deser et al. 2012, Williams et al. 2015). Or, notre étude indique que les plectrophane des neiges étaient contraints dans leur capacité à s'engraisser lors des journées très froides. En ce sens, on pourrait s'attendre à ce que le réchauffement du climat entraîne un relâchement des contraintes thermiques sur les individus, en particulier sur les femelles dont la tolérance au froid est possiblement réduite étant donnée leur plus petite taille. Ce relâchement des contraintes sur une partie des individus de la population pourrait en retour avoir une influence sur la dynamique démographique de l'espèce en hiver. Il est donc primordial de soutenir les efforts du CSBN dans l'optique d'étudier les tendances à plus long-terme. À l'échelle de la population, la continuité dans le suivi établi pourrait permettre d'intégrer les effets possibles des variations interannuelles des conditions climatiques sur la condition des oiseaux. Par exemple, la disponibilité de données à plus long-terme pourraient permettre de vérifier si la contrainte énergétique entraînée par des températures froides diminue au cours du temps en réponse au réchauffement climatique (voir Gosler 2002 pour un cas similaire chez la mésange charbonnière).



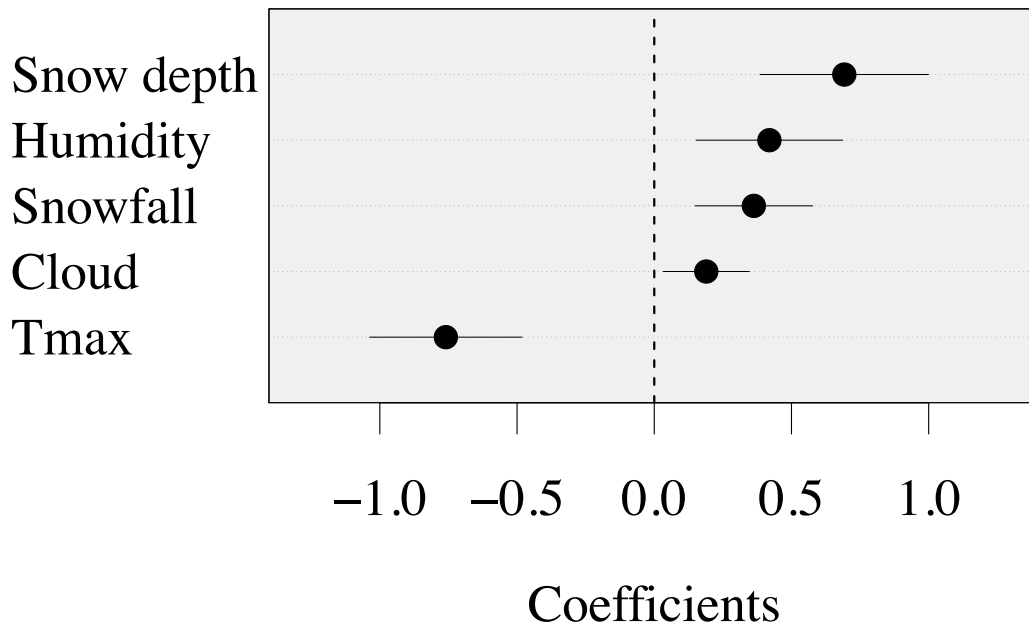
Plus précisément, nous avons démontré que le plectrophane des neiges a une certaine flexibilité au niveau de ses traits physiologiques en hiver. Par ailleurs, la flexibilité comportementale de l'espèce pourrait aussi être une adaptation qui permet aux populations de se maintenir malgré les changements climatiques annoncés. En ce sens, l'étude du comportement hivernal du plectrophane des neiges, notamment de ses mouvements intra-hivernaux, serait une avenue de recherche importante. En effet, des recaptures d'oiseaux bagués démontrent que certains individus sont nomades, parcourant parfois jusqu'à 1000 kilomètres pendant un hiver (Bryens 1944, Smith 1994, McKinnon et al. 2017). D'un autre côté, certains individus sont parfois recapturés de nombreuses fois au cours d'un hiver au même site, témoignant aussi d'une fidélité intra-saisonnière à un site chez certains individus (CSBN, données non publiées). Aussi, si certains individus changent complètement de sites d'hivernage entre les années, d'autres reviennent au même emplacement jusqu'à sept années consécutives (D. Lamble, communication personnelle). Les raisons pour lesquelles certains individus se déplacent, alors que d'autres semblent demeurer au même site, est une question à approfondir lors de recherches futures sur l'espèce.

Une étude effectuée par notre équipe a démontré que pour un site donné, la proportion de mâles bagués augmente les journées plus froides et plus neigeuses (Laplante, Love et Vézina, en préparation; voir annexe 1). Ceci pourrait être une indication que les femelles sont forcées à se déplacer vers des régions plus clémentes quand les conditions deviennent plus difficiles, possiblement parce qu'elles ont une tolérance au froid réduite étant donné leur petite taille, ou encore, à cause de leur statut subordonné qui limite l'accumulation des réserves et le budget énergétique. Un suivi direct des déplacements des oiseaux (p. ex. suivi télémétrique en temps réel) est nécessaire afin de mieux documenter l'étendue des mouvements chez l'espèce ainsi que les facteurs qui incitent certains individus à se déplacer.



## ANNEXES

### Annexe 1



**Figure A-1:** Figure illustrant l'analyse de la variation quotidienne de la proportion de mâles plectrophanes des neiges bagués en fonction des conditions météo à Fergus, Ontario. La figure représente les coefficients de régression (standardisés) pour les paramètres du modèle mixte retenu suite à une sélection de modèles (proportion de mâles ~ variables météo | année). Une plus grande proportion de mâles est baguée lors des journées froides (Tmax: température maximale), neigeuses (Snow depth, Snowfall) et humides (Humidity). Les barres représentent l'intervalle de confiance à 95 % des coefficients.





## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aguilar-Kirigin, A. J. et Naya, D. E. 2013. Latitudinal patterns in phenotypic plasticity: the case of seasonal flexibility in lizards' fat body size. - *Oecologia* 173: 745–752.
- Bacon, P. J. et Coleman, A. E. 1986. An analysis of weight changes in the Mute Swan *Cygnus olor*. - *Bird Study* 33: 145–158.
- Bednekoff, P. A. et Krebs, J. R. 1995. Great Tit Fat Reserves: Effects of Changing and Unpredictable Feeding Day Length. - *Funct. Ecol.* 9: 457–462.
- Bednekoff, P. A. et al. 1994. Great Tit Fat Reserves under Unpredictable Temperatures. - *J. Avian Biol.* 25: 156–160.
- Birdlife International, IUCN Red List for Birds, 2017, <http://www.birdlife.org>. on 20/03/2017.
- Blem, C. R. 1975. Geographic variation in wing-loading of the house sparrow. - *Wilson Bull.*: 543–549.
- Blem, C. R. et Shelor, M. H. 1986. Multiple regression analyses of midwinter fattening of the white-throated sparrow. - *Can. J. Zool.* 64: 2405–2411.
- Blem, C. R. 1990. Avian energy storage. – In: Power, D. M. (ed.), *Current Ornithology*. Plenum Press, pp. 59–113.
- Bonter, D. N. et al. 2013. Daily foraging patterns in free-living birds: exploring the predation-starvation trade-off. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280: 20123087.
- Brodin, A. 2007. Theoretical models of adaptive energy management in small wintering birds. - *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 362: 1857–1871.
- Broggi, J. et al. 2003. Seasonality in daily body mass variation in a hoarding boreal passerine. - *Oecologia* 137: 627–633.
- Broggi, J. 2006. Patterns of variation in energy management in wintering tits (Paridae) *Acta Universitatis Ouluensis A* 467 University of Oulu Department of Biology .
- Bryens, O.M. 1944. Additional Returns and Recoveries of the Snow Bunting. - *Bird-band.* 7: 18-22.

- Butcher, G. S. et Niven, D. K. 2007. Combining data from the Christmas Bird Count and the Breeding Bird Survey to determine the continental status and trends of North America birds. National Audubon Society, New York, NY.
- Carey, C. et al. 1978. Seasonal acclimatization to temperature in cardueline finches. - *J. Comp. Physiol.* 125: 101–113.
- Carey, C. 2012. *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. - Springer Science & Business Media.
- Castro, G. et al. 1992. Ecology and Energetics of Sanderlings Migrating to Four Latitudes. - *Ecology* 73: 833–844.
- Cavieres, G. et Sabat, P. 2008. Geographic variation in the response to thermal acclimation in rufous-collared sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity correlated? - *Funct. Ecol.* 22: 509–515.
- Chappell, M. A. 1980. Thermal energetics and thermoregulatory costs of small arctic mammals. - *J. Mammal.* 61: 278–291.
- Clark, C. W. et Ekman, J. 1995. Dominant and Subordinate Fattening Strategies: A Dynamic Game. - *Oikos* 72: 205–212.
- Cooper, S. J. 2000. Seasonal energetics of mountain chickadees and juniper titmice. - *The Condor* 102: 635–644.
- Cox, G. W. 2010. *Bird migration and global change*. - Island Press.
- Davenport, J. 2012. *Animal Life at Low Temperature*. - Springer Science & Business Media.
- Davidson, N. C. et Evans, P. R. 1982. Mortality of Redshanks and Oystercatchers from starvation during severe weather. - *Bird Study* 29: 183–188.
- Dawson, W. R. et Marsh, R. L. 1986. Winter fattening in the American Goldfinch and the possible role of temperature in its regulation. - *Physiol. Zool.* 59: 357–368.
- Deser, C. et al. 2012. Communication of the role of natural variability in future North American climate. - *Nat. Clim. Change* 2: 775–779.
- Dickinson, J. L. et al. 2010. Citizen science as an ecological research tool: challenges and benefits. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 149–172.
- Dixon, K. L. 1965. Dominance-subordination relationships in Mountain Chickadees. - *The Condor* 67: 291–299.

- Easterling, D. R. et al. 2000. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. - science 289: 2068–2074.
- Ekman, J. B. et Hake, M. K. 1990. Monitoring starvation risk: adjustments of body reserves in greenfinches (*Carduelis chloris* L.) during periods of unpredictable foraging success. - Behav. Ecol. 1: 62–67.
- Ekman, J. B. et Lilliendahl, K. 1993. Using priority to food access: fattening strategies in dominance-structured willow tit (*Parus montanus*) flocks. - Behav. Ecol. 4: 232–238.
- Evans, P. R. 1969. Winter Fat Deposition and Overnight Survival of Yellow Buntings (*Emberiza citrinella* L.). - J. Anim. Ecol. 38: 415–423.
- Evans, P. R. 1976. Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. - Ardea 64: 117–139.
- Gentle, L. K. et Gosler, A. G. 2001. Fat reserves and perceived predation risk in the great tit, *Parus major*. - Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 268: 487–491.
- Gienapp, P. et al. 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. - Mol. Ecol. 17: 167–178.
- Goławski, A. et al. 2015. Factors influencing the fat load variation in three wintering bird species under stable food access conditions. - J. Ethol. 33: 205–211.
- Gosler, A. G. 1996. Environmental and Social Determinants of Winter Fat Storage in the Great Tit *Parus major*. - J. Anim. Ecol. 65: 1–17.
- Gosler, A. G. 2002. Strategy and constraint in the winter fattening response to temperature in the great tit *Parus major*. - J. Anim. Ecol. 71: 771–779.
- Haftorn, S. 1989. Seasonal and diurnal body weight variations in titmice, based on analyses of individual birds. - Wilson Bull.: 217–235.
- Hartzler, J. E. 1970. Winter dominance relationship in black-capped chickadees. - Wilson Bull.: 427–434.
- Hedenström, A. 1992. Flight performance in relation to fuel load in birds. - J. Theor. Biol. 158: 535–537.
- Heinrich, B. 2003. Winter World: The Ingenuity of Animal Survival. - HarperCollins.

- Higginson, A. D. et al. 2012. The starvation-predation trade-off predicts trends in body size, muscularity, and adiposity between and within taxa. - *Am. Nat.* 179: 338–350.
- Hogstad, O. 1987. Social rank in winter flocks of willow tits *Parus montanus*. - *Ibis* 129: 1–9.
- Hogstad, O. et Overskaug, K. 2013. Fattening strategies and social status in Willow Tits *Poecile montanus* during the non-breeding season: support for the optimal body mass hypothesis. - Det Kongelige Norske Videnskabers Selskab.
- Houston, A. I. et al. 1993. General Results concerning the Trade-Off between Gaining Energy and Avoiding Predation. - *Philos. Trans. Biol. Sci.* 341: 375–397.
- IPCC. 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In : Stocker, T.F. et al. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.
- Karpouzou, H. et al. 2005. Effects of day-length and food availability on food caching, mass and fat reserves in black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*). - *Physiol. Behav.* 84: 465–469.
- Kelly, J. P. et al. 2002. Effects of weather on daily body mass regulation in wintering dunlin. - *J. Exp. Biol.* 205: 109–120.
- Ketterson, E. D. et Nolan, V. 1978. Overnight weight loss in Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis*). - *The Auk* 95: 755–758.
- King, J. R. et Mewaldt, L. R. 1981. Variation of body weight in Gambel's white-crowned sparrows in winter and spring: latitudinal and photoperiodic correlates. - *The Auk*: 752–764.
- Knowles, R. N. 1972. Winter Weights of Slate-Colored Juncos: A Comparison of Field Studies at Two Latitudes. - *Bird-Band.* 43: 114–117.
- Koivula, K. et al. 1995. Fatness, Sex and Dominance; Seasonal and Daily Body Mass Changes in Willow Tits. - *J. Avian Biol.* 26: 209–216.
- Krams, I. et al. 2010. Fattening strategies of wintering great tits support the optimal body mass hypothesis under conditions of extremely low ambient temperature. - *Funct. Ecol.* 24: 172–177.
- Lehikoinen, E. 1987. Seasonality of the Daily Weight Cycle in Wintering Passerines and Its Consequences. - *Ornis Scand. Scand. J. Ornithol.* 18: 216–226.

- Lewden, A. et al. 2011. Dominant black-capped chickadees pay no maintenance energy costs for their wintering status and are not better at enduring cold than subordinate individuals. - J. Comp. Physiol. B 182: 381–392.
- Liknes, E. T. et Swanson, D. L. 2011a. Phenotypic flexibility of body composition associated with seasonal acclimatization in passerine birds. - J. Therm. Biol. 36: 363–370.
- Lilliendahl, K. 1997. The effect of predator presence on body mass in captive greenfinches. - Anim. Behav. 53: 75–81.
- Lima, S. L. 1986. Predation Risk and Unpredictable Feeding Conditions: Determinants of Body Mass in Birds. - Ecology 67: 377–385.
- Lyon, B. et Montgomerie, R. 2011. Snow Bunting (*Plectrophenax nivalis*) (A Poole and F Gill, Eds.). - Birds N. Am. Online in press.
- Macleod, R. et al. 2005. Body mass change strategies in blackbirds *Turdus merula*: the starvation–predation risk trade-off. - J. Anim. Ecol. 74: 292–302.
- Mandin, C. et Vézina, F. 2012. Daily variation in markers of nutritional condition in wintering Black-capped Chickadees *Poecile atricapillus*. - Ibis 154: 791–802.
- McKinnon, E. A. et al. 2017. Abiotic drivers of winter movements in a cold-adapted songbird. Annual Meeting of the Canadian Society of Zoologists - Société Canadienne de Zoologie. University of Manitoba, Winnipeg.
- McNamara, J. M. 1990. The Starvation-Predation Trade-Off And Some Behavioural and Ecological Consequences. - In: Hughes, R. N. (ed), Behavioural Mechanisms of Food Selection. NATO ASI Series. Springer Berlin Heidelberg, pp. 39–59.
- McNamara, J. M. and Houston, A. I. 1990. The value of fat reserves and the tradeoff between starvation and predation. - Acta Biotheor. 38: 37–61.
- NABCI - North American Bird Conservation Initiative. 2012. The State of North American Birds. - Environment and Climate Change Canada. Ottawa. 8 pp.
- Newton, I. 1969. Winter Fattening in the Bullfinch. - Physiol. Zool. 42: 96–107.
- Petit, M. et al. 2013. Intra-Seasonal Flexibility in Avian Metabolic Performance Highlights the Uncoupling of Basal Metabolic Rate and Thermogenic Capacity (AJ Munn, Ed.). - PLoS ONE 8: e68292.

- Petit, M. et al. 2014. How does flexibility in body composition relate to seasonal changes in metabolic performance in a small passerine wintering at northern latitude? - *Physiol. Biochem. Zool.* 87: 539–549.
- Piersma, T. et Drent, J. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. - *Trends Ecol. Evol.* 18: 228–233.
- Pilastro, A. et al. 1995. Winter Fattening Strategies of Two Passerine Species: Environmental and Social Influences. - *J. Avian Biol.* 26: 25–32.
- Porlier, M. 2013. Effets de l'hétérogénéité environnementale sur les patrons de plasticité phénotypique et la variabilité génétique des populations de mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) en milieu naturel. - Thèse de Doctorat. Université de Sherbrooke.
- Power, D. M. 1990. *Current Ornithology*. - Springer Science & Business Media.
- Pravosudov, V. V. et Grubb, T. C. 1997. Energy Management in Passerine Birds during the Nonbreeding Season. - In: Nolan, V. et al. (eds), *Current Ornithology*. Springer US, pp. 189–234.
- Pravosudov, V. V. et al. 1999. Social dominance and energy reserves in wintering woodland birds. - *Condor*: 880–884.
- Reinertsen, R. E. 1983. Nocturnal hypothermia and its energetic significance for small birds living in the arctic and subarctic regions. A review. - *Polar Res.* 1: 269–284.
- Rich, T. et al. 2004. *Partners in Flight North American Landbird Conservation Plan*. Cornell Lab of Ornithology. Ithaca, NY.
- Ricklefs, R. E. 1991. Structures and Transformations of Life Histories. - *Funct. Ecol.* 5: 174–183.
- Rogers, C.M. et al. 1993. Geographic variation in winter fat of dark-eyed juncos: displacement to a common environment. - *Ecology*: 1183–1190.
- Sharbaugh, S. M. 2001. Seasonal acclimatization to extreme climatic conditions by Black-capped Chickadees (*Poecile atricapilla*) in interior Alaska (64° N). - *Physiol. Biochem. Zool.* 74: 568–575.
- Siriwardena, G. M. et al. 2008. Farmland birds and late winter food: does seed supply fail to meet demand? - *Ibis* 150: 585–595.

- Smith, R. D. 1994. Snow Buntings *Plectrophenax nivalis*: the behavioural ecology and site use of an itinerant flock species in the non-breeding season. Thèse de doctorat. University of Glasgow.
- Smith, C. C. et Reichman, O. J. 1984. The Evolution of Food Caching by Birds and Mammals. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 329–351.
- Smith, R. D. et Metcalfe, N. B. 1994. Age, sex and prior site experience have independent effects on the foraging success of wintering snow buntings. - *Behaviour* 129: 99–111.
- Smith, R. D. et Metcalfe, N. B. 1997a. Diurnal, seasonal and altitudinal variation in energy reserves of wintering Snow Buntings. - *J. Avian Biol.*: 216–222.
- Smith, R. D. et Metcalfe, N. B. 1997b. Why does dominance decline with age in wintering snow buntings? - *Anim. Behav.* 53: 313–322.
- Stuebe, M. M. et Ketterson, E. D. 1982. A Study of Fasting in Tree Sparrows (*Spizella arborea*) and Dark-Eyed Juncos (*Junco hyemalis*): Ecological Implications. - *The Auk* 99: 299–308.
- Swanson, D. L. 2001. Are summit metabolism and thermogenic endurance correlated in winter-acclimatized passerine birds? - *J. Comp. Physiol. B* 171: 475–481.
- Swanson, D. L. 2010. Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates. - In: *Current Ornithology Volume 17*. Springer, pp. 75–129.
- Turcotte, Y. et Desrochers, A. 2008. Forest fragmentation and body condition in wintering black-capped chickadees. - *Can. J. Zool.* 86: 572–581.
- Waite, T. A. 1992. Winter fattening in gray jays: seasonal, diurnal and climatic correlates. - *Ornis Scand.*: 499–503.
- Wall, S. B. V. et Balda, R. P. 1981. Ecology and Evolution of Food-storage Behavior in Conifer-seed-caching Corvids. - *Z. Für Tierpsychol.* 56: 217–242.
- Warnock, N. et al. 1995. Non-migratory movements of Dunlins on their California wintering grounds. - *Wilson Bull.*: 131–139.
- Williams, C. M. et al. 2015. Cold truths: how winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. - *Biol. Rev.* 90: 214–235.
- Witter, M. S. et Cuthill, I. C. 1993. The ecological costs of avian fat storage. - *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 340: 73–92.

- Witter, M. S. et al. 1994. Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the European starling, *Sturnus vulgaris*. - Anim. Behav. 48: 201–222.
- Zheng, W.-H. et al. 2008. Seasonal acclimatization of metabolism in Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*). - Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. 151: 519–525.